

Vorwort.

Seit dem Jahre 1896, ihrem ersten Erscheinungsjahre, ist meine außerberufliche Zeit fast stets und ganz der zunächst auf populärer Basis begründeten „Ill. Wochenschrift f. Entomologie" (von 1898 an als „Zeitschrift" herausgegeben) gewidmet gewesen. Diese Zeit reichte für die Bearbeitung der vorliegenden, umfassenden experimentell-biologischen Untersuchungen (und für eine Fortführung meiner kritischen Sammelreferate) von dort an immer weniger aus, als ich jene Zeitschrift, die weil aussichtslos unrentabel ihr Erscheinen einstellen sollte, zu Ende 1904 käuflich erwarb, um sie als „Zeitschr. f. wiss. Ins.-Biologie" weiterzuführen, und als ich mich so vor die Aufgabe gestellt sah, den vielseitigen Pflichten nachzukommen, welche die wissenschaftliche Ausgestaltung der Zeitschrift erforderte, wie auch ihr meine Sorge einer Weiterverbreitung entsprechend der sich stetig erhöhenden Wertschätzung zu widmen. Diese ungemessene Mühewaltung zugleich als Herausgeber und Verleger neben einem aufreibenden Berufe drohte meine Arbeitskraft dauernd und völlig zu erschöpfen.

Daß ich mich von diesem Zustande eines Verlierens in ganzenteils geistig minderer Betätigung zu befreien vermochte, danke ich ganz wesentlich **meiner Frau Clotilde, geb. Bauer,** deren eigene große Anlagen, deren starker Wille auch mich erneut zu höheren Ausblicken auf meinem Arbeitsfelde fortgerissen haben. So ist mir auch der Gedanke zu diesem „Handbuch der Entomologie" entstanden. Ich bitte, einer Toten **diese Ehrung und Widmung** auch hier erweisen zu dürfen!

Wir besaßen bisher überhaupt keine andere deutschsprachige „Einführung in die Kenntnis der Insekten" als jene von H. J. Kolbe in einem ersten Bande 1889/93 herausgegebene, noch heute unabgeschlossen vorliegende, die zweifellos viel Anregung und Vertiefung in ihr Wissensgebiet getragen hat, aber doch selbst in dem erschienenen Teile der Berücksichtigung jener außerordentlichen Fortschritte naturgemäß entbehren muß, welche zwei weitere Jahrzehnte wissenschaftlich entomologischer Forschung auf allen Einzelgebieten gezeitigt haben.

Zumal sich der Grundgedanke zu diesem „Handbuche“ mit jenem der „Einführung“ in vieler Beziehung übereinstimmend erweist, habe ich s. Zt. nicht gezögert, Herrn Prof. H. J. Kolbe (Zoologisches Museum, Berlin) um seine Mitwirkung an der Herausgabe zu bitten, zu der er sich zu meiner besonderen Freude auch bereit erklärte. Unsere Besprechung über die Disposition des „Handbuches“ hat mir gewiß manche Anregung hinterlassen, für die, zugleich für jene Bereitwilligkeit zu einer gemeinsamen Arbeit, ich auch an dieser Stelle verbindlich danke. Denn leider hat die Ablehnung des Verlages (Ferd. Dümmler, Berlin), die älteren, gänzlich unfruchtbaren Verpflichtungen als gelöst betrachten zu dürfen, Herrn Prof. H. J. Kolbe von jeder Mitwirkung abgehalten.

Wesentliche Gesichtspunkte für den Ausbau des Werkes haben sich mir ebenfalls aus der teils recht umfangreichen Korrespondenz mit den Herren Mitarbeitern ergeben. Auch ihnen, die ich im folgenden nenne, danke ich bestens für die hingebende Vertiefung in die Ziele des Werkes, für das Hintansetzen berechtigter eigener Wünsche im Interesse des Ganzen und für die Übernahme des Arbeitsanteiles überhaupt, zu der sie, ungeachtet des ausgesprochenen Entgegenkommens des Verlages, in Ansehung der großen, schon durch die umfassenden Literaturstudien bedingten Mühewaltung allein durch den Wunsch geführt sein können, ihr anerkanntes Wissen in den Dienst eines Werkes zu stellen, das eine ungewöhnliche Förderung der Entomologie erstrebt.

Es ist keine leere Formel, wenn ich gleichzeitig dem hochgeschätzten Verlage meinen ganz besonderen Dank anschließe. Dieser gilt nicht allein für die äußerste Bereitwilligkeit der Verlagsübernahme des „Handbuches“, die ich noch mit dem auch für die Wissenschaft ob seines regen Interesses an ihren Fortschritten zu früh verstorbenen Herrn Geheimrat Dr. Gustav Fischer abschließen konnte, dessen liebenswürdiges Wesen mir eine angenehme Erinnerung ist. Ich habe ihn namentlich auch in Bezug auf die wiederholte Gewährung einer Umfangsvermehrung des Werkes abzustatten, wie sie an das Entgegenkommen des Verlages außerordentliche Zumutungen gestellt hat. Zunächst wuchsen schon während der Vorverhandlungen mit den Herren Autoren die ursprünglich vorgesehenen 70—80 Bogen (in 2 Bänden) zu etwa 105 Bogen in 3 Bänden an. Eine abermalige Nötigung dieser Art brachte alsdann die Umfangsüberschreitung des Teiles: „Anatomie, Histiologie und Physiologie der Larven und Imagines“ von etwa 19 auf mehr als 33 Bogen, die infolge des Satzes nach dem zu verschiedenen Zeiten abgelieferten Manuskripte, auch bedingt durch die sehr zahlreichen, erst später einfügbaren Textabbildungen, zunächst unerkannt geblieben ist. Die bisherige Disposition des Werkes konnte naturgemäß eine solche Verschiebung nicht erleiden, ohne die Einheitlichkeit ihres Aufbaues zu verlieren. Durch eine neue Umfangserhöhung auf etwa 135 Bogen hat mir der Verlag aber die Möglichkeit gegeben, wieder ein wesentlich gleichmäßiges

Ganzes zu schaffen. Dem so nicht unerheblich gesteigerten Verlagsrisiko hat jedenfalls der Dank für das erfahrene Verständnis gleichzukommen.

Allerdings dürften sich gleichermaßen der wissenschaftliche Wert und die internationale Bedeutung des Werkes erhöht haben, da ihm schon die Möglichkeit einer breiteren Behandlung des Gegenstandes bei der Fülle des Stoffes einen Vorzug sichert. Denn die bereits vorliegenden fremdsprachlichen Werke ähnlichen Charakters, wie jene von Comstock, Lameere, Oudemans, Packard und Sharp, sind sämtlich sehr viel geringeren Umfanges und teils auch bereits erheblich älterer Erscheinungszeit. Das einzige ähnlich umfangreiche Werk A. Berlese's aber, dessen gewiß vorzüglicher Bd. I in den Jahren 1906/10 erschienen ist, von dem gegenwärtig erst der Band II beginnt, dürfte doch an die Kraft eines einzelnen zu hohe Anforderungen stellen, um in absehbarer Zeit und gleichmäßiger Bearbeitung seiner Einzelgebiete abgeschlossen werden zu können.

Das „Handbuch der Entomologie" wird in Lieferungen zu je 10 Bogen herausgegeben, welche 3 Bände im Umfange von zusammen etwa 135 Bogen betreffen.

Der **Band I** bringt die Bearbeitung der Anatomie, Histiologie und Morphologie der Larven und Imagines, der Oo- und Spermatogenese wie Embryogenie, der allgemeinen Morphologie, der Erscheinungen der Parthenogenesis, Dimorphose . . ., Metamorphose. Autoren die Herren Dr. C. Börner (St. Julien-Metz), Prof. Dr. P. Deegener (Berlin), Dr. J. Groß (Neapel), Dr. O. Prochnow (Gr. Lichterfelde-Berlin).

Der **Band II** enthält die Bionomie (einschl. der ökonomischen Entomologie), Blütenbiologie, Psychologie, Zoogeographie, Deszendenztheorie (einschl. der experimentellen Entomologie), Autoren die Herren Prof. Dr. K. Eckstein (Eberswalde), Prof. Dr. O. Heineck (Alzey), Dr. K. Holdhaus (Wien), Dr. L. Reh (Hamburg), Ew. H. Rübsaamen (Berlin), der Herausgeber.

Der **Band III** gehört der Bearbeitung der Paläontologie und Phylogenie wie der systematischen Übersicht. Autor Herr Dr. A. Handlirsch (Wien).

Nach den Verlagsverträgen darf versichert werden, daß der Band I jedenfalls nicht später als im Winter 1913/14 beendet vorliegen wird. Sein Erscheinen hatte durch den Tod des Herrn Dr. C. Hennings (Karlsruhe i. B.), der den ganzen zweiten Teil dieses Bandes übernommen hatte und inmitten der Vorarbeiten einem hoffnungsreichen Leben entrissen worden ist, eine Verzögerung erfahren.[1])

[1]) Im besonderen entspreche ich noch gern dem Wunsche des Herrn Prof. Dr. P. Deegener, zu dem Erscheinen dieses Heftes 1 zu bemerken, daß seine ersten Manuskriptteile bereits im Januar 1911 abgeschlossen vorgelegen haben.

Unabhängig vom Abschlusse des Bandes I ist die Herausgabe von Band III gegen die Mitte 1913 zu erwarten, jene des Bandes II nicht vor dem Beginn 1914.

Möchte dieses „Handbuch der Entomologie" seinem mit ernster Hingebung erstrebten Ziele voll entsprechen, ein Fundament zu werden für das Studium der Insekten, auf dem auch kommende Forscher weiterbauen können, zur Ausdehnung und gleichzeitigen Vertiefung unserer Kenntnisse dieser hochinteressanten Tiergruppe und hiermit des organischen Geschehens überhaupt!

Berlin-Schöneberg, im November 1912.

Prof. Dr. Christoph Schröder.

Erstes Kapitel.

Haut und Hautorgane.

Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin.

Inhaltsübersicht.

A. Integument.

Am Integument der Insekten unterscheidet man zwei Hauptschichten: das Epiderm oder die Hypodermis (Subcuticula) und die Cuticula. Beide stehen einander nicht als heterogene Gewebe gegenüber; sondern das aus lebenden Zellen aufgebaute ektodermale Hautepithel ist die Matrix der chitinösen Cuticula, diese also ein Produkt des zelligen Epiderms, eine Oberflächendifferenzierung, welche der vielfach noch herrschenden Meinung entgegen nicht als anfangs flüssige, später erhärtende Substanz aus den Zellen austritt, sondern ein Umwandlungsprodukt der oberflächlichen plasmatischen Zellpartien selbst darstellt, wie seit Tullberg (1881) von vielen Autoren (vgl. Chatin 1892) festgestellt worden ist. Die Cuticula selbst wie auch alle cuticularen (chitinösen) Bildungen sind protoplasmatisch vorgebildet (vgl. auch die Häutung). Dabei kann (z. B. an eingestülpten Hautteilen, wie den Gonodukten) entweder die Chitinisierung von vornherein in der ganzen Dicke der späteren Cuticula erfolgen, oder (in der Regel!) es entstehen infolge intermittierender Cuticularisierung mehrere, einander parallel aufgelagerte Schichten, von welchen die äußerste, zuerst gebildete die stärkste zu sein pflegt (vgl. Tower 1903). Im übrigen ist die Dicke, Härte, Elastizität und Struktur der Cuticula recht verschieden je nach den Anforderungen, welche in verschiedenen Körperbezirken an sie gestellt werden; und hinsichtlich dieser Anforderungen ist zu berücksichtigen, daß der Chitinpanzer als schützende Schicht dennoch nicht starr und unbeweglich sein darf und daß er nicht allein zum Schutze des Tieres, sondern wesentlich auch zum Ansatz der Muskulatur des Körperstammes und der Extremitäten dient und damit in seiner Gliederung nur in Korrelation zu dem Muskelsystem verständlich wird, kurz die Bedeutung eines Ektoskelettes erhält, von welchem auch im Bedarfsfalle größere Partien in das Körperinnere verlagert werden können, um eine oder beide Ansatzflächen eines Muskels zweckmäßig zu verlagern (vgl. Endoskelett bei „Muskulatur").

1. Das Epiderm (Hypodermis).

Das ektodermale Hautepithel ist von verschiedener Mächtigkeit, jedoch stets einschichtig. Seine Zellen bleiben nicht überall gleichartig, sondern es kommt sehr häufig an verschiedenen Körperstellen zur

Ausbildung von Hautdrüsen von sehr mannigfacher Form und Funktion, von Sinneszellen sowie von besonderen Bildungszellen für die Anhänge der Cuticula (Haare, Schuppen usw.).

Das Gerüstwerk (Linom) der Epidermzellen pflegt leicht nachweisbar zu sein und auch bei dem Prozeß der Cuticularisierung nicht verloren zu gehen; es gibt dann der Cuticula die oft sehr deutliche, senkrecht zur Oberfläche verlaufende Streifung, welche allem Anscheine nach oft mit den (übrigens tatsächlich ebenfalls nachgewiesenen) Porenkanälen verwechselt worden ist. So lange eine Erneuerung des Chitins stattfinden muß, bleibt auch dessen Matrixschicht bestehen, wenngleich sie bisweilen (namentlich an Einstülpungen der Haut ins Körperinnere, z. B. End- und Vorderdarm), infolge sehr starker Abplattung ihrer Zellen außerordentlich zart werden kann. — Das Epiderm liegt einer Grenzlamelle auf, welche wenigstens teilweise von Bindegewebszellen aufgebaut zu werden scheint.

Ein eigentümliches und interessantes Verhalten zeigen die Zellen des Flügelepiderms, soweit sie nicht als Schuppenbildungszellen in Frage kommen, bei den Lepidopteren. Sie verlängern sich durch den Leibeshöhlenraum des Flügels hindurch bis zu dessen gegenüberliegender Wand und setzen sich an diese an. So werden sie zu Fasern, welche dem Druck des in den Flügel des jungen Tieres bei dem Verlassen der Puppenhaut einströmenden und ihn ausdehnenden Blutes Widerstand leisten, d. h. es verhindern, daß der Flügel bei seiner Entfaltung zu einem runden Sack aufgetrieben wird (Mayer 1896). Eine ähnliche Verfestigung erfahren die Vorderflügel (Elytren) der Coleopteren. Hier bilden die Epidermzellen der dorsalen Flügelwand starke Chitinbalken, welche das Epiderm der ventralen Flügelwand erreichen.

2. Die Cuticula.

Die chitinöse Cuticula ist ein Produkt der epidermalen Deckzellen; sie entsteht jedoch nicht oder wenigstens nicht ausschließlich aus einer von diesen ausgeschiedenen, später erhärtenden Flüssigkeit, sondern ein Teil des oberflächlichen Zellplasmas selbst verwandelt sich in Chitin. Daher nehmen die chitinogenen Zellen an Höhe um so viel ab, wie die Cuticula dick ist. Natürlich kann aber später die ursprüngliche Zellhöhe wiederhergestellt werden. Allen Cuticularbildungen gibt ursprünglich das Epiderm ihre Form, welche dann erst durch die Cuticularisierung festgehalten wird. Übrigens sei bemerkt, daß die Epidermzelle keineswegs nur an ihrer Oberfläche Chitin zu bilden imstande ist, sondern an ihrer ganzen Peripherie (Chatin 1895).

Die Cuticula besteht aus einer äußeren, stark lichtbrechenden Schicht, sowie aus mehreren ihre Hauptmasse bildenden Lamellen;[1]) in der lamellösen Innenschicht findet man oft senkrechte Fäden oder Bündel, welche dem cuticularisierten Linom der Epidermzellen ihren Ursprung verdanken dürften. Plotnikow vertritt die Ansicht, daß diese Fäden die Cuticularlamellen untereinander und mit den Epidermzellen verbinden. Bei der Häutung werden sie endocytär aufgelöst. Die lamellöse Schichtung pflegt oberflächenwärts dichter zu werden

[1]) Während der Drucklegung erschien eine Abhandlung von Kapzov (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 98, H. 2, 1911) über den wabigen Bau der Cuticula.

und die äußersten Lamellen können wie die Außenschicht pigmentiert sein. Lecaillon (1907) unterscheidet an der Cuticula folgende drei Schichten: die sehr dünne, äußerste, pigmentierte; eine mittlere mit senkrechten Streifen und Körnchenreihen (die vielleicht den „Bürstensäumen" homolog ist); eine innere, welche bei stärkerer Entwicklung aus Lamellen besteht und von Pseudokanälen durchsetzt wird.

Aus der Aufgabe der Cuticula, als Ektoskelett und Ansatz für die Muskeln zu dienen, ergeben sich die verschiedensten Differenzierungen dieser Hautschicht in den verschiedenen Körpergegenden. Sehr starr und fest wird sie nur an solchen Teilen, welche nicht in sich, sondern als Ganzes bewegt werden, während sie an den Segmental- und Extremitätengelenken eine zur Bewegung geeignete Beschaffenheit annimmt. Die Cuticula der Flugorgane bleibt dünn und leicht und verdickt sich nur dann unter Umständen stark, wenn die Vorderflügel zu Deckflügeln (Elytren oder Hemielytren) werden. Die Skulptur des epidermalen Chitins, welche an den Körperoberflächen die allermannigfaltigsten Formen annimmt, trägt zur Bestimmung des Habitus der Insekten außerordentlich viel bei und wird hierin durch die vielgestaltigen Cuticularbildungen (Haare, Borsten, Dornen, Schuppen usw.) äußerst wirksam unterstützt. — Es ist leicht zu verstehen, daß die verschiedenen Zustände (Larve, Puppe, Imago) eines Insekts ihrem Aufenthalt, ihrer Bewegungsweise und ganzen Lebensführung entsprechend auch eine weitgehend verschiedene Ausbildung ihrer Cuticula aufweisen, auf welche im einzelnen einzugehen uns hier zu weit führen würde. Im allgemeinen sei nur darauf hingewiesen, daß die Larven der holometabolen Insekten im Gegensatz zu ihren meist mit einer starken und festen Cuticula ausgerüsteten Imagines weichhäutig zu sein pflegen, jedoch weder ohne Ausnahme, noch an der ganzen Oberfläche; am Kopf und dessen Extremitäten sowie an den Thoraxbeinen pflegt auch bei ihnen eine härtere Chitinisierung durchgeführt zu sein. — Die Puppen verhalten sich verschieden; bald ist ihre Cuticula zart und weich (z. B. viele Käferpuppen), bald starr und fest (Lepidopterenpuppen). Daß übrigens selbst verhältnismäßig dünnes Chitin seinen Träger recht wirksam zu schützen vermag, lehren manche Dipterenlarven, welche der Einwirkung von Alkohol, Quecksilberchlorid und anderen Reagentien lange Zeit zu widerstehen vermögen.

Die Substanz, aus welcher die Cuticula besteht, wird seit Odier (1823) als Chitin bezeichnet. Es ist eine organische stickstoffhaltige Verbindung, welche für ein Acetylderivat des Glucosamins gehalten wird. Seine chemische Formel ist nicht sicher festgestellt (nach Sundwick: $C_{60}H_{100}N_8O_{38} + nH_2O$; — nach Krukenberg $C_{15}H_{26}N_2O_{10}$; nach Staedler, Lehmann und Schmidt: $C_{18}H_{15}NO_{12}$; nach Gautier: $C_{15}H_{24}N_2O_2$). Durch Behandlung mit Lauge wird es in eine Verbindung umgesetzt (Chitosan), die sich in verdünnter Essigsäure (3 %) leicht auflöst. Durch Kochen mit konzentrierter Salzsäure entsteht aus dem Chitin eine kristallisierte zuckerartige Verbindung (salzsaures Glucosamin). Reines Chitin wird im Gegensatz zu der Zellulose von I + H_2SO_4 (+ 70 %) oder + Zinkchlorid weder blau noch violett gefärbt. Die Untersuchung von Chitinen verschiedener Herkunft lieferte keinen Anhaltspunkt für die Annahme, daß mehrere verschiedene Chitine existieren (Wester 1910), wogegen übrigens Krawkow (1893) die Ansicht vertritt, daß sogar ein und dasselbe Tier verschiedene Chitine bilden kann. — Nicht das Chitin, sondern das Chitosan vermag eine

verdünnte Jod-Jodkaliumlösung zu entfärben. Reines Chitin färbt sich in verdünnter Jodlösung garnicht oder nur schwach braun. Mit Kalilauge behandelt bleibt die Cuticula bestehen, während die übrigen Gewebe und deren Produkte sich auflösen. Hierauf beruht die Möglichkeit, das Skelett der Insekten durch Mazeration rein darzustellen. Um das Chitin als solches zu erkennen, genügt der Nachweis der Widerstandsfähigkeit gegen Kalilauge nicht (Wester 1910).

3. Cuticularbildungen.

Diese sind in Form außerordentlich mannigfach gestalteter und den verschiedensten Zwecken dienender Haare, Borsten, Dornen und Schuppen entwickelt, welche natürlich hier nicht alle eingehender besprochen werden können. Die Haare werden vielfach zu Sinnesorganen (siehe diese). Wir betrachten im folgenden die Schuppen und Hafthaare etwas genauer.

a. Schuppen.

Die Schuppen als umgebildete Haare treten in verschiedener Ausbildung nicht nur am Körperstamm, sondern auch besonders an dessen Anhängen, namentlich den Flügeln auf und werden hier für die Ordnung der deshalb sogenannten Lepidopteren in hohem Grade charakteristisch.

Die einzelne Schuppe besteht als chitinöse Bildung einer Epidermzelle aus einer oberen dickeren Platte, der Trägerin der Skulpturen, und einer dünneren unteren, glatten oder etwas runzeligen Schicht (Mayer's „Plasmahaut"; Baer's „basale Lamelle"), welche niemals pigmentiert, sondern stets glashell und durchsichtig ist. In der Regel sind die Schuppen längsgestreift, und zwischen den Längsstreifen finden sich oft Querstreifen, beide nichts anderes als vorspringende Chitinleisten, welche sich bei Anwendung starker Vergrößerungen oft in dichtgestellte reihenbildende Kügelchen, Knöpfchen, Zapfen, Kegel oder birnförmige Körperchen auflösen; oder die wirklichen Leisten tragen erst ihrerseits kleinste Knöpfchen; oder die Schuppenoberfläche erscheint unregelmäßig zerklüftet, mehr oder minder grob gekörnt. Bei den pigmentierten Schuppen pflegen die Pigmente den Skulpturen anzugehören.

Die Schuppe wird von parallelen dreikantigen Kanälen durchzogen, welche ihre Basis der Unterseite, die gegenüberliegende Kante der Oberfläche zukehren (Baer 1899).

Jede Schuppe ist das Produkt einer epidermalen Bildungszelle, welche sich durch ihre Form, Größe und Lage von den gewöhnlichen Deckzellen unterscheidet (Fig. 1). Der Stiel der Schuppe ist hohl und steht mit den Hohlräumen zwischen den Verbindungsleisten in offener Verbindung. Er steckt in dem Schuppenbalg (Spuler), welchen ein chitinöses Doppelsäckchen darstellt. Sein Ende weist in der Regel (auch bei den Haarschuppen) eine knopfförmige Verdickung auf.

Die Anordnung der Schuppen auf den Flügeln ist bei den Lepidopteren bald ganz regellos, oder die Schuppen stehen in Gruppen, welche Bänder bilden (niedere Formen), bald liegen sie in regelmäßigen Querreihen, welche miteinander verbunden sein oder einander parallel verlaufen können, und greifen dachziegelartig übereinander (hoch spezialisierte Typen).

Außer den Schuppen findet man auf den Schmetterlingsflügeln „Stacheln". „Bei Micropteryginen und Hepialiden sehen wir bei stärkeren Vergrößerungen nach teilweiser Entfernung der Schuppen viel zahlreicher als die Schuppen nicht in regelmäßiger Anordnung zierliche Chitinspitzen, kaum ein Zehntel so lang wie die Schuppen. Sie sind innen hohl und gehen kontinuierlich in die Haut des Flügels über, sind also nicht eingelenkt wie die Schuppen. Über den ganzen Flügel verbreitet habe ich (Spuler. D.) sie sonst nur bei gewissen Tineinen (*Incurvaria, Adela, Nematois, Nemophora* und den Nepticuliden) angetroffen.... Lokalisiert kommen sie indes noch bei der Mehrzahl der Heteroceren vor und zwar am inneren Teil des Innenrandes in weitester Verbreitung, aber auch am medialsten Teil des Vorderrandes (so bei Hepialiden, Tineinen, Micropteryginen)." Spuler 1895.



Fig. 1.
Schuppen von *Sphinx pinastri* L., vergr. (Semper 1857).
a Schuppenbildungszellen; *b* Längsstreifen des Schuppenchitins; *c* Epiderm.

Wie schon erwähnt, sind die Schuppen Produkte besonderer Zellen des Epiderms. Nach Ausbildung des chitinösen Schuppenkörpers zieht sich das Plasma der Bildungszelle aus diesem zurück, und er füllt sich mit Luft und dann meistens mit Blut, welches die Farbstoffe in die Schuppe hineinträgt. Die Pigmente entstehen infolge einer chemischen Verwandlung des Blutes, welche in der Regel eine einfache Oxydation ist. Etwas anders verhalten sich die großen Schuppen, welche z. B. bei *Danais plexippus* L. an bestimmten Stellen des Flügels stehen. In jede dieser Schuppen dringt, nachdem sich das Plasma der Bildungszelle zurückgezogen hat, ein Blutkörperchen ein, um durch seinen Zerfall unmittelbar den Farbstoff zu liefern. Die Kerne der Schuppenbildungszellen sollen sich am Ende ihres Lebens mehrmals amitotisch teilen (Mayer 1896). — Die Farben der Imago bilden sich erst in den beiden letzten Tagen der Puppenperiode aus (Schäffer, Bemmelen), doch finden sich lange vor diesem Zeitpunkte schon Farben auf den Flügelanlagen, welche von der definitiven Färbung sehr verschieden sind. Nach Bemmelen (gegen Schäffer) sind weder bei *Vanessa urticae* L. noch *V. cardui* L. die Flügel innerhalb der Puppenhaut rot, nehmen vielmehr diese Farbe erst sehr schnell an, wenn sie aus dieser herauspräpariert sind. Die Umfärbung kommt durch das Rotwerden zahlreicher Kügelchen in den Epidermzellen und Tracheenwandzellen zu-

stande. In jüngeren Entwicklungsphasen erscheinen die Kerne dieser Zellen rot, doch wurde nicht ermittelt, ob die später auftretenden Kügelchen aus dem Kerne stammen (van Bemmelen 1889). Vgl. Gräfin v. Linden!

Schuppenfarben.

Die Farbenwirkung der Schuppen kommt in verschiedener Weise zustande. Wir unterscheiden:

1. Pigmente, welche in den Schuppen liegen.
2. Optische Farben, die nicht durch Pigmente erzeugt werden.
3. Farben, die durch das Zusammenwirken von Pigmenten und optischen Farben entstehen.

1. An Pigmente gebunden treten alle Farben auf mit Ausnahme von Blau und Violett, welche, wie auch in der Mehrzahl der Fälle das Grün, immer als optische Farben erscheinen. Die Pigmente sind diffus oder körnig, d. h. das Chitin selbst ist gefärbt oder es sind ihm Farbkörner eingelagert. Die körnigen Pigmente kommen bei den Rhopalocera seltener zur Beobachtung. Die einzelne Schuppe pflegt nur wenig durch diffuse Pigmente gefärbt zu sein und erscheint oft (exkl. Pieriden) nur matt getönt; die satten Farben des Flügels kommen durch die dichte An- und Übereinanderlagerung seiner Schuppen zustande. Bei den Pieriden findet sich weißes und gelbes Pigment; die Schuppen erscheinen bei auffallendem Lichte milchweiß, bei durchfallendem matt schwefelgelb. Ihre Farbstoffe sind nach Urech Harnsäure und deren Derivate und liegen vorwiegend in den Skulpturen.

Körniges Pigment fand Baer unter den Tagfaltern nur bei den Pieriden, wo die Körnchen dicht gedrängt in der ganzen Chitinplatte liegen und der Einzelschuppe ihre satte Färbung verleihen. Die Skulpturen treten in diesen Schuppen häufig zurück. Körniges Pigment liegt dem Zitronengelb von *Gonepteryx rhamni* L., dem Schwefelgelb von *Delias egialea* Cram,, dem Chromgelb von *D. belisama* (Aut. ?), dem Rotgelb der *Anthocharis cardamines* L. usw. zugrunde.

Gegen Spulers Behauptung, daß Grün nicht auf Pigmentierung beruhe, sondern optische Farbe sei, weist Baer auf die grünen Pigmente mancher Tagfalter hin, welche allerdings nicht den Schuppen, sondern der Flügelhaut selbst angehören; im Bereiche dieser grünen Pigmentierung fehlen die Schuppen entweder und sind durch Haare ersetzt, oder sie sind farblos und durchsichtig (*Papilio antheus* Cram., *phorcas* Cram., *agamemnon* L.; *Colaenis dido* L., *Danais cleona* Cram.). Die gelbgrüne Färbung der Unterseite der Hinterflügel von *Anthocharis cardamines* L. ist nicht durch ein grünes Pigment veranlaßt, sondern durch eine Mischung kanariengelber mit graubraunen Schuppen.

2. Die optischen Farben. — Wo ein Farbenwechsel (Schiller) mit der Veränderung der Einfallsrichtung der Lichtstrahlen nicht stattfindet, wird die optische Farbe nicht durch die Schuppenskulptur bedingt. Dementsprechend fehlen oft die Skulpturen bei optischen Farben, und andererseits treten bei starker und auffallender Skulpturierung der Schuppen keine Interferenzerscheinungen auf (Scholz, Baer). Es handelt sich vielmehr um Farben „dünner Plättchen" und „trüber Medien", welche nach demselben Prinzip zu erklären wären, wie die Farben einer Seifenblase, die optischen Farben der Vogelfeder, verwitterter Gläser usw. Die verschiedenen Farben sind dabei von der Dicke der durchsichtigen Schicht abhängig. Bei weißen und silberfarbigen Schuppen kommen auch Luftschichten in Frage (Baer). Die

optischen Farben können durch die besonderen Verhältnisse nur einer Schuppe oder durch das Zusammenwirken zweier Schuppen zustande kommen; so sind beispielsweise die Bedingungen für die Blaufärbung eine dünne, durchsichtige Schicht über einer dunklen Farbstoffunterlage; diese beiden Schichten können entweder in einer Schuppe vorhanden sein (Lycaeniden), oder jede Schicht wird durch eine besondere Schuppe repräsentiert (Blau der Morphiden; Baer).

3. Eine Kombination von Pigment und optischen Farben ruft z. B. das Seidenblau von *Papilio ulysses* L. hervor: hier liegen über einer dichten Schicht durch rauchfarbige Pigmentkörner dunkelbraun gefärbter Schuppen in häufig lückenlosen Reihen rotgelb bis ziegelrot gefärbte Schuppen, deren Pigment in der Chitinplatte seinen Sitz hat und dem Blau des Flügels den Schimmer ins Grüne verleiht (Baer).

Die Schillerfarben, welche sich mit dem Einfallswinkel des Lichtes verändern, finden wir beispielsweise bei den *Apatura*- und *Hypolimnas*-Arten, bei welchen die schillernden Schuppen an ihren freien Enden nach oben umgebogen sind. Ihr Glanz kann deshalb nur unter der Voraussetzung wahrgenommen werden, daß sich die Lichtquelle und das Auge des Beobachters auf der Stielseite der Schuppen befinden. Übrigens wäre nach Walter die schillernde Schmetterlingsschuppe auch im durchgelassenen Lichte immer mehr oder minder gefärbt und zwar annähernd komplementär der Schillerfarbe selbst. Bei *Papilio polyctor* Bd. finden sich sogar bisweilen in derselben Schuppe zwei verschieden schillernde Farbstoffe: ein blauschillernder gelber und ein grünschillernder roter. Die Farbstoffe lägen diffus im Chitin (Walter 1895). Nach Biedermann (1904), auf dessen ausführliche Darstellung hier besonders verwiesen sei, steht der Luftgehalt der Schuppen in direkter Beziehung zur Intensität und Farbe des Schillers, indem durch Verdrängung der Luft resp. völlige Imbibition derartiger schillernder Gebilde beide Eigenschaften wesentliche Änderungen erleiden resp. ganz verschwinden. Das Rot resp. Grün der grünrot schillernden Schuppen von *Papilio buddha* Westw. und von *Urania rhiphcus* Moore hat im wesentlichen nichts mit einer Körperfarbe zu tun; es handelt sich also bei ihnen nicht um ein rein optisches durch Interferenz bedingtes Phänomen (gegen Walter).

4. Herkunft der Farbstoffe. Aus der häufigen Übereinstimmung der Farbe der Exkrete vieler Lepidopteren mit dem vorwiegenden Farbenton ihrer Schuppen glaubt Urech (1890) schließen zu müssen, daß zwischen beiden Stoffen ein Zusammenhang bestehe (vgl. die Tabellen im Zool. Anz. Bd. 14, 1891, p. 408). Da das Chlorophyll unverändert wieder abgegeben wird (vgl. Gräfin Linden), werden nur farblose oder weiße chemische Verbindungen verdaut, und die in den Schuppen und Vasa malpighii erscheinenden Farbstoffe müssen analytische oder synthetische Umwandlungsstoffe der Nahrung sein. Schäffer hat nachgewiesen, daß die verschiedenen Farben des Schuppenpigments erst allmählich aus einem hellgefärbten Pigmentstoffe entstehen. Urech (1891) fand, daß bei *Vanessa urticae* L. und *io* L. anfangs alle Schuppen einfarbig sind; aus dem schwach rötlichen oder weißen Pigment entstehen in folgender Reihenfolge die definitiven Farben: zuerst in bestimmten Feldern gelb, etwas später in anderen Teilen Rot bis Rotbraun und zuletzt Schwarz. Wenn dem Harn und den Flügelschuppen dasselbe Chromogen zugrunde liegt, so differenziert es sich in den Endstationen in die hier auftretenden Farbstoffe, welche, im Harn gemischt und in Lösung, in den Schuppen fest und in bestimmter Weise verteilt sind.

Da das gleiche Chromogen auf seinen verschiedenen Wegen auch verschiedenen Einwirkungen ausgesetzt ist, kann es schließlich in verschiedene Farbstoffe differenziert sein, und es erklärt sich so, daß starke Abweichungen in der Färbung des Harns und der Schuppen vorkommen. Auf die phylogenetische Verwertung der Farbensuccession kann hier nicht eingegangen werden (vgl. auch Coste).

Hopkins hat bei den Pieriden einen gelben Farbstoff nachgewiesen, welcher von stark saurer Reaktion, in heißem Wasser löslich, dagegen in kaltem Wasser und den meisten organischen Lösungsmitteln unlöslich ist. Er ist ein Derivat der Harnsäure, gibt die Murexidreaktion und bildet mit Metallen Salze, mit Alkalien lösliche Verbindungen. Diese „lepidotic acid" gleicht in ihren physikalischen Eigenschaften der Mycomelinsäure (gelbes Derivat der Harnsäure). Ein rotes Pigment derselben Pieriden ist nach Hopkins (1894) dem gelben nahe verwandt. Die weißen Schuppen der Pieriden enthalten Harnsäure als Farbstoff. — Ferner betrachtet Griffiths (1892) das grüne Pigment verschiedener Lepidopterenflügel als ein Derivat der Harnsäure (acide lépidoptérique).

Demgegenüber vertritt die Gräfin v. Linden die Ansicht, daß bei den Vanessen die Schuppenpigmente im Darm der Raupe vor der Verpuppung entstehen und als ein Umwandlungsprodukt der den Darminhalt der Larve bildenden Chlorophyllösung erscheinen. Sie erfüllen, wie vorher das gelöste Chlorophyll, die Darmepithelien, werden durch das Blut im Körper verbreitet (in körnigem Zustande als Einschlüsse der Blutzellen oder in Lösung) und gelangen in das Körperepithel, wo sie sich an bestimmten, für die Atmung des Insektes besonders wichtigen Stellen als rote Farben niederschlagen. Eine Verwandtschaft des roten Pigmentes mit der Harnsäure hält Gräfin v. Linden (gegen Hopkins und Griffiths) für ausgeschlossen. Der rote Farbstoff der Vanessen ist ein an Eiweiß gebundener Körper, welcher seiner chemischen Natur nach als ein Zwischenprodukt hydrolytischer Spaltung eines Proteïns zu betrachten wäre. Er erinnert an das Hämoglobin, ohne jedoch mit ihm identisch zu sein. Physiologisch ist der Farbstoff in erster Linie ein Sauerstoffträger, geeignet die Oxydationsvorgänge im Körper zu unterhalten; ferner nimmt er einen wichtigen Anteil an der Ernährung. „Den verschiedenen Färbungen der Insektenhaut, der Farbenpracht auf den Schmetterlingsflügeln, liegt nichts anderes zugrunde, wie die verschiedenen Oxydationsstufen eines Pigmentes, das selbst wieder aus den Farbstoffen der die Nahrung bildenden Pflanzenzellen der Raupe abzuleiten ist und vor seiner Ablagerung in den Schuppen eine wichtige physiologische Rolle im Stoffwechsel von Raupe und Puppe zu spielen hat" (v. Linden 1903).

Schuppen anderer Insekten.

Die Lepidopteren sind nicht die einzigen Insekten, bei welchen Cuticularbildungen in Form von Schuppen entwickelt sind; vielmehr finden sich diese auch bei anderen Ordnungen, namentlich bei den Trichopteren und Coleopteren. Die Dermestiden, Curculioniden, Cerambyciden und Lamellicornia haben zum Teil eine die Färbung des Körpers wenigstens mitbedingende Beschuppung. Die Chitinschuppen sind bald oval, bald buchtig ausgeschnitten, gegabelt oder in mehrere Spitzen ausgezogen (Hemmerling 1908). Die Käferschuppen sind durchweg sinuslos und in der Regel ohne Processus. Asymmetrische, besonders Sensenform ist häufiger als bei den Lepidopteren; langovale Gestalt herrscht vor (Urech

1894). Manche Cerambyciden weisen zwei verschiedene Schuppenformen an den Elytren auf; die einen erscheinen dunkel und sind dadurch ausgezeichnet, daß sie stets in enger topographischer Beziehung zu einer Hautdrüse stehen, während die anderen diese Beziehung nicht erkennen lassen und weiß oder gelb gefärbt sind (Tower 1903).

An den Flügeln von *Blatta germanica* L. finden sich auf den Adern hauptsächlich am Vorderrande und an der Flügelspitze größere eingelenkte Haare (Endapparate von Hautsinnesorganen?) und über die ganze Flügelfläche zerstreut kleine Chitinstacheln. Die Perliden (*Perla virescens* Pict.) tragen auf den Adern namentlich näher dem Vorderrande und am ganzen Flügelrande eingelenkte Chitinhaare und auf der ganzen Flügelfläche zahlreiche große Chitinstacheln. Bei den Trichopteren sind die „Haarschuppen" nicht mehr auf Adern und Saum beschränkt, sondern über die ganze Flügelfläche verbreitet; immer sind die Stacheln in größerer Anzahl vorhanden, als die Haarschuppen (Spuler 1895). — Der Körper von *Lepisma* ist mit silberglänzenden, leicht ausfallenden Schuppen bedeckt.

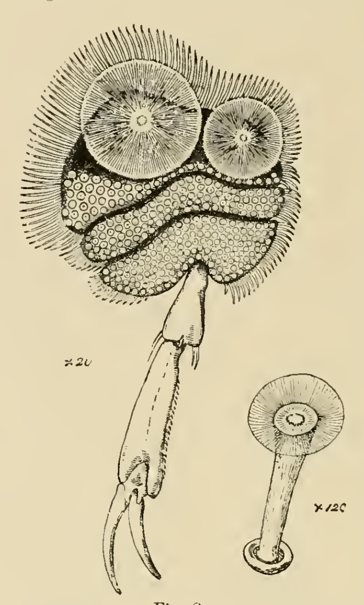


Fig. 2.
Vordertarsus eines *Dytiscus*-Männchens von unten gesehen, zeigt die großen und kleinen Haftnäpfe. Vergr. 20 : 1. Rechts ein Haftnäpfchen stärker (120 : 1) vergrößert. (Nach Miall aus Henneguy 1904.)

b. Hafthaare und Haftläppchen (Pelotten).

Die Haare nehmen in denjenigen Hautbezirken, an welchen sich das Bedürfnis nach festem Haften an fremden Körpern in hohem Grade geltend macht, besondere, diesem Bedürfnis angepaßte Formen an und werden zu Hafthaaren der Tarsalsohle, oder es kommt zur Ausbildung von Haftlappen (Dipteren, Hymenopteren, Hemipteren, Lepidopteren, Neuropteren, Orthopteren). Diese gestatten ihrem Besitzer, an senkrechten glatten Flächen emporzusteigen, oder dienen sexuellen Zwecken, indem sie bei dem männlichen Tier in Form und Funktion eine hohe Stufe der Vollendung erreichen und ein für den Begattungsakt nötiges, festes Haften am weiblichen Körper möglich machen. Dies ist beispielsweise bei den Dytisciden der Fall, in deren großen Haftnäpfen der Vorderfüße man auf den ersten Blick die umgebildeten Haare nicht erkennt (Fig. 2). Diese Haftapparate der Dytisciden sind unzweifelhaft aus den entsprechenden Organen der Carabiden hervorgegangen (Simmermacher 1884), wie denn die sexuellen Hafthaare allem An-

scheine nach nur bei den Coleopteren vorkommen und als solche auf das männliche Geschlecht beschränkt bleiben, während sie in anderen Insektenordnungen beiden Geschlechtern eigen sind. Ferner kommen die sexuellen Haftorgane begreiflicherweise nur an den Tarsen des ersten oder der beiden vorderen Beinpaare vor, während sonst die Kletterapparate allen sechs Füßen eigen sind (Simmermacher).

Man kann an jedem der Haftnäpfe lockere und stützende feste Chitinbestandteile unterscheiden (Fig. 3). Die äußere Chitindecke des Tarsus teilt sich am Grunde des Haftnapfstieles in zwei Lamellen (bei *k*), deren innere sich stark verdickt und becherförmig in das Innere des Fußgliedes hinein fortsetzt (*bw*). Die Becherwand ist von großen Ka-

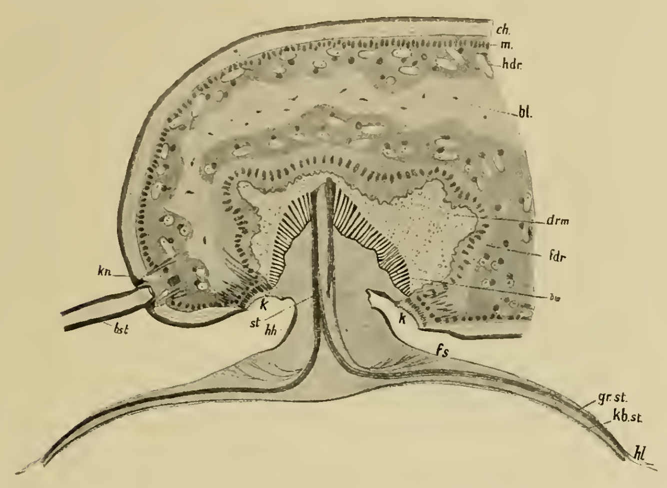


Fig. 3.

Längsschnitt durch einen Teil des erweiterten Fußgliedes mit dem großen Saugnapf von *Dytiscus marginalis* L., vergrößert. (Dahl 1885.)

ch Chitin der Haut; *m* Epiderm: *hdr* Hautdrüsen; *bl* Blutkörperchen; *bst* Haarborste; *kn* u. *k* Ausführungsgänge von Hautdrüsen; *fdr* Haftdrüse (? D.); *drm* Drüsensekret; *bw* becherförmige Einsenkung einer Schicht des Chitinintegumentes; *hh* Saugnapfstiel, *st* Stäbe in dessen Innerem; *gr. st.* strahlenförmige Verlängerung der Stäbe; *kb. st.* feinere Strahlen; *fs* feine, feste Fasern; *hl* weiche Randfransen.

nälen quer durchsetzt, welche durch dünne, feste Wände getrennt bleiben und sich einerseits mit weiterer Mündung in den Innenraum des Fußgliedes öffnen, andererseits kleinere Öffnungen nach dem Innenraum des Bechers zu besitzen. Die äußere Lamelle des Chitins setzt sich (bei *k*) in eine dünne biegsame Gelenkhaut fort, welche an ihrer anderen Seite in die feste Außenwand des kurzen Haftnapfstieles übergeht. In der Mitte des Grundes entspringen in der Wand des Bechers mehrere kreisförmig gestellte Stäbe (*st*), welche die Mitte des Bechers senkrecht nach unten durchsetzen, indem sie in schwacher Spirale verlaufen. Vor dem Innenrande des tellerförmigen Haftnapfes weichen sie auseinander und biegen strahlenförmig nach außen um, bis sie die Peripherie des Bechers erreichen; dies geschieht unter mehrfacher Gabelung

(Fig. 4) zum Zwecke der Ausfüllung der peripheriewärts immer weiter werdenden Zwischenräume zwischen ihnen. Außerdem sind noch zahlreiche feine Stützfasern vorhanden. Alle festen Chitinteile liegen in einer lockeren, leicht und schnell färbbaren Chitinmasse. Der Außenrand des Tellers ist mit zarten Fransen besetzt. — Die Wirkung des Haftnapfes dürfte darauf beruhen, daß er unter Verdrängung des Wassers den Elytren des Weibchens fest aufgedrückt und dann in der Mitte etwas zurückgezogen wird. Der Haftnapf wirkt automatisch (vgl. Törne 1910).

Die kleineren Saugnäpfe nehmen eine Mittelstellung zwischen den beschriebenen großen der Dytisciden und den einfacheren der Carabiden ein, aus welch' letzteren unzweifelhaft phylogenetisch der ganze mächtige Haftapparat der Schwimmraubkäfer hervorgegangen ist als eine spezielle Anpassung an die Verhältnisse im Wasser.

Zu diesen Haftorganen gehören Drüsen[1]), welche überall da auftreten, wo Hafthaare entwickelt sind, in besonders starker Ausbildung aber wiederum bei *Dytiscus*. Sie kommen an der Ober- und Unterseite der erweiterten Tarsalglieder des Vorderfußes in so beträchtlicher Anzahl zur Entfaltung, daß sie die Deckzellen stellenweise fast verdrängen und zu großen Komplexen vereinigt sind. Jede Drüsenzelle enthält einen mittleren weiten Hauptkanal und zahlreiche feine, strahlenförmig in ihn einmündende Nebenkanälchen; die Ausführungsgänge vereinigen sich zu Bündeln, laufen aber bis zu ihrer Mündung getrennt nebeneinander her. Sie öffnen sich namentlich in der Nähe der Hafthaare, am zahlreichsten in einem ringförmigen Felde, welches die großen Saugnäpfe umgibt. Ihr Sekret fettet die Haftnäpfe äußerlich ein und macht sie unbenetzbar für das Wasser, ist aber für das Haften selbst ohne Bedeutung. „Das Wasser ersetzt" hier „ein Drüsensekret, das auf dem Lande vielleicht notwendig wäre" (Törne 1910).



Fig. 4.
Saugscheibe von *Dytiscus marginalis* L. von unten gesehen. Vergr. 35 : 1. (Dahl 1885.)

Die Hafthaare sind übrigens auch bei vielen anderen Käfern entwickelt, wenngleich in verschiedenen Graden der Vollendung. Wo sie auftreten, findet man auch Haut- und Haftdrüsen, von welchen die ersteren frei an der Oberfläche münden, die letzteren dagegen in den Kanal der Hafthaare. Nach Dahl (1885) entstehen sie aus Bindegewebszellen (?! D.), welche dem Epiderm eingelagert sind; nur die

---

[1]) Nach Törne (1910) sind diese Drüsen in ganz ähnlicher Ausbildung nicht nur an den Füßen der Weibchen von *Dytiscus*, sondern auch unter der ganzen Körpercuticula massenhaft entwickelt und liefern ein öliges Sekret (Firnisdrüsen), durch welches die Haut vor Benetzung vonseiten des Wassers geschützt wird. (Vgl. Analdrüsen von *Dytiscus*, deren Sekret dieselbe Bedeutung — wahrscheinlich nur für die hinteren Körperteile — haben soll.)

sexuellen Haftdrüsen sollen aus Deckzellen hervorgegangen sein (Dahl 1885). Die Hafthaare sind solide (Dahl gegen Graber und Dewitz); demgegenüber betont Dewitz (1884) ausdrücklich, daß (bei *Telephorus fascus* L., *Eupolus schoenherrii* Guér. [Rüsselkäfer]) die Haare von einem Kanal durchzogen seien, welcher sich an ihrer Spitze zum Austritt des Drüsensekretes öffnet, und daß die Chitinhaut der Sohle bei den Locustiden nicht von Stäbchen (Dahl) gebildet werde, sondern von Röhrchen.

Das zur mehrzelligen Drüse umgewandelte Epiderm liegt bei den Orthopteren über der Fußsohle, bei den Dipteren in zwei Haftläppchen, bei den Hymenopteren und Lepidopteren an der Sehne des Krallenbeugers im letzten Fußgliede, dem als Haftorgan ein zwischen den Krallen gelegenes Läppchen angehört. — Von großer Bedeutung ist die Fähigkeit, sich schnell an beliebig orientierten Flächen festzuheften, für springende Insekten (Cicadellinen). Auch *Forficula* und *Sialis* besitzen Hafthaare der Sohle, welche mit den von *Stylopyga* bekannten übereinstimmen. Die Drüsen sind hier stets umgewandelte Hautzellen, wie übrigens auch bei allen anderen Orthopteren.

Über die eigentliche Wirkung dieser Haftorgane, d. h. hinsichtlich der Frage nach dem Zustandekommen der Adhäsionswirkung gehen die Ansichten der Autoren auseinander. Dahl meint, daß bei dem Haften das Prinzip des Anlegens einer zarten Haut (des weichhäutigen zarten Endes der Hafthaare) mit geringer Befeuchtung an die Kriechfläche in Anwendung komme. Als erwiesen kann wohl betrachtet werden, daß dem Luftdruck hierbei keine Rolle zufällt, weil Insekten unter der Luftpumpe bei sehr starker Luftverdünnung noch an Glas zu klettern vermögen (Blackwall, Dahl, Dewitz gegen Simmermacher).

4. Farben der Haut[1]).

Die Farbe der Haut kann in sehr verschiedener Weise entstehen: durch Pigmente wechselnder Natur, durch die Struktur des Chitins, durch Kombinationen beider oder auch durch Überzüge, wie beispielsweise das schöne Blau mancher Odonatenmännchen, welches durch einen Wachsreif hervorgerufen wird; ferner die weißlichen Flecke auf den Elytren von *Cetonia*, verursacht durch starre, leicht zerbrechliche z. T. gegabelte Stäbchen oder Fäden; auch die Färbung der *Lixus*-Arten durch den sie ganz bedeckenden Staub (Leydig), welcher aller Wahrscheinlichkeit nach ein Produkt des Tieres selbst ist, ohne daß es bisher gelungen wäre, seinen Ursprung nachzuweisen. Der für die Libellenmännchen erwähnte Reif kommt übrigens auch sonst noch häufig bei den Insekten vor (Puppen der Parnassier, von *Catocala*-Arten, der *Mania maura* L. u. a.; ferner bei der Raupe von *Hesperia uraniae* Sepp und *pyrophorus* Sepp, *Attacus atlas* L., *Catocala*-Arten u. a.).

Die Farbstoffe können entweder im Chitin oder in dessen Matrixschicht liegen. In anderen Fällen erscheint der verschieden gefärbte Fettkörper oder der Darminhalt durch die ganz oder teilweise ungefärbte Haut hindurch. Ersteres trifft z. B. für die hochroten Jugendformen fast aller *Phloeothrips*-Arten zu, bei welchen der Fettkörper (und das Epiderm) rot gefärbt sind (Jordan 1888). Bei den in Pflanzen oder sonst der Einwirkung des Lichtes entzogen lebenden Larven herrscht

---

[1]) Vergl. die Farben der Schuppen!

eine blasse, weißliche oder gelbliche Färbung vor, welche auf dem Durchscheinen des Fettkörpers durch die farblose Haut beruht.

Die Farben der Larven, Puppen und Imagines pflegen in hohem Grade verschieden und voneinander unabhängig zu sein, und sehr häufig (z. B. Lepidoptera) wechselt bei der Larve die Färbung mit der Häutung sehr auffallend. Daß eine Veränderung der Farben durch verschiedene Einflüsse (Temperatur, Belichtung, Feuchtigkeit usw.) herbeigeführt werden kann, ist durch eine große Anzahl von Experimenten sichergestellt worden. — Der Einfluß der Nahrung auf die Färbung wird neuerdings bestritten.

Hagen (1882) unterscheidet die nicht optischen Farben in dermale und hypodermale. Die dermalen Farben verändern sich nach dem Tode nicht, die hypodermalen jedoch in der Regel. Die dermalen Farben (rot, braun, schwarz, blau, grün, bronze-, kupfer-, gold- und silberglänzende Farben) rühren von Pigmenten her, welche in der Cuticula abgelagert sind. Nach Hagen's Auffassung entstehen an Stellen regen Stoffwechsels (Ansatzstellen von Muskeln) dunkle Zeichnungen. Es ist übrigens bekannt, daß sehr allgemein hartes Chitin dunkler erscheint, als weiches.

Nach Tower (1903) kommt für die Färbung der Insekten in erster Linie die Cuticula in Frage. Bei 75 % aller Insekten unter Ausschluß der Lepidopteren ist das Chitin Träger der Farbe (gelb, braun, schwarz) und hat auch sonst Einfluß auf deren Entstehung (irisierende und metallische Farben), während eine Färbung des Epiderms nur bei einigen Familien und hauptsächlich bei den Larven vorkommt. Als wahrscheinlich einzige echte physikalische Farbe betrachtet er das Weiß, welches auf Reflexion beruhend vorwiegend bei den Imagines eine Rolle spielt, bei den Larven aber durch den Fettkörper bedingt zu sein pflegt. Die Färbung des Epiderms kommt entweder durch Pigmentkörner zustande, welche in den Zellen selbst liegen, oder durch Derivate des Chloro- und Xanthophylls, welche ebenfalls in oder auch zwischen den Zellen gelegen sind.

Die schillernden metallischen Farben der schuppenlosen Käfer und anderer Insekten beruhen auf Interferenzerscheinungen nach dem Prinzip dünner Blättchen. Am eindeutigsten sind solche Fälle, in welchen sich wie bei jungen Cetonien das schillernde, noch farblose Oberflächenhäutchen isolieren läßt oder wo überhaupt nur die metallisch schillernde Schicht vorhanden ist (Flügel von *Chrysopa*, der meisten Odonaten). „In solchen Fällen kann man mit absoluter Bestimmtheit behaupten, daß die oft den schönsten Käferfarben an Glanz und Sättigung kaum nachstehenden Schillerfarben ausschließlich als Farben dünner (Chitin-) Blättchen aufzufassen sind.“ Die Schillerfarben der Libellenflügel lassen deutlich erkennen, daß ihr diffuses bis braunes Pigment für das Zustandekommen der Farbenerscheinung an sich ohne jede Bedeutung ist, jedoch wohl deren Sichtbarwerden wesentlich begünstigt, indem es als dunkler Grund fungiert und z. T. auch den Farbenton modifiziert. — Bei den Käfern spielen indessen die unter der äußersten Cuticularschicht befindliche sogenannte „Stäbchenschicht“ sowie gelbe und rötliche Pigmente der tieferen Chitinschichten für die Farbe des ganzen Chitinpanzers eine bedeutende Rolle. Bei *Smaragdisthes* erscheint die möglichst vom optischen Einfluß des gelben Pigmentes befreite Stäbchenschicht auf dunklem Grunde himmelblau (in durchfallendem Lichte schwach gelblich). „Das normale Grün resultiert nur aus der Überlagerung dieses

optischen Blau über Pigmentgelb, welches teils in der Stäbchenschicht selbst, teils in tieferen Schichten gelegen ist." Das Blau der Stäbchenschicht ist wohl als „Farbe trüber Medien" aufzufassen (Biedermann 1904).

Interessant ist das von Becquerel und Brongniart konstatierte Vorkommen von Chlorophyll als Hautfarbstoff bei den phytophagen Phyllien (Phasmidae). Bei *Phyllium crurifolium* Serville liegt unter der Cuticula eine grüne, reich mit Tracheen versorgte Schicht. Das Epiderm besteht aus großen abgerundeten Zellen, die von Bindegewebe umlagert sind, in welchem sich eine große Anzahl kleiner ovoider amorpher grüner Körnchen vorfindet. Das Spektrum dieses grünen Farbstoffes weicht nur unmerklich von dem Chlorophyllspektrum verschiedener Pflanzen ab, und die französischen Autoren kommen zu dem Schluß, daß es sich in dem Pigment der Phyllien um Blattgrün handle.

Villard (1903) untersuchte den grünen Farbstoff von *Oedipoda parapleura* Serv. und stellte ebenfalls seine spektroskopische Übereinstimmung mit dem Chlorophyll fest, während *Locusta viridissima* L. als grünes karnivores Insekt diesen Farbstoff nicht enthält; indessen spielt das Chlorophyll auch bei der Färbung mancher phytophager Insekten keine vorwiegende Rolle, sondern findet sich nur neben dem grünen Pigment; denn die beiden genannten Orthopteren zeigen im übrigen die gleiche Reaktion ihres Farbstoffes, obwohl das eine Chlorophyll besitzt, das andere nicht.

Sehr interessante Mitteilungen über die Farbenanpassung der wüstenbewohnenden Orthopteren macht Vosseler (1901, 1902), welche hier wenigstens z. T. Erwähnung finden sollen. „Bei der Ausgestaltung der mimetischen Färbung wirken Grundfarben und Elemente der Zeichnung zusammen. Gewöhnlich ist die Schutzfärbung nicht allgemein gehalten, sondern ganz speziell nach der nächsten Umgebung abgestimmt, so daß unter Umständen kein Individuum dem anderen gleicht. — Exemplare einer Art, wenige Schritte voneinander entfernt, können vom fahlsten Gelb bis zum dunkelen Braun oder Schwarz, matt kupferrot oder brennend ziegelrot gefärbt sein (*Helioscirtus capsitanus* Bonn., *Sphingonotus balteatus* Serv.)." Die Acridiiden hatten sich nach eng umgrenzten Flächen ihres Wohngebietes gefärbt und kehrten, auf ihrer Färbung nicht entsprechenden Boden verjagt, stets möglichst schnell an die Stellen zurück, welchen sie angepaßt waren. „Bei den eben angeführten Exemplaren ist nicht nur die Färbung, sondern auch die Zeichnung wiedergegeben. Sie stellen die denkbar vollkommensten Farbenphotographien dar." — Die Tiere vermögen nur während der Häutung ihre Farbe zu wechseln, und die Fähigkeit hierzu setzt „eine physiologische Prädisposition des Ektoderms voraus, unter dem Einfluß der von außen wirkenden Farbstrahlen homochrome Pigmente zu erzeugen und zwar nicht nur in allgemeinen Zügen, sondern auch innerhalb der Grundtöne noch feinste Abschattierungen und Strukturverschiedenheiten zum Ausdruck zu bringen." Erst wenn nach der Häutung die Anpassungsfarben fertiggestellt sind, entwickeln sich die Prunkfarben der nicht exponierten Körperteile. Damit, „daß während der Häutungen das Pigment größtenteils von der Hautoberfläche zurückgezogen, vielleicht auch nur chemisch reduziert werden kann, ist eine der Bedingungen für das Zustandekommen einer wiederholten individuellen Anpassung gegeben. Diese ist nötig, da die Tiere ab und zu in Gebiete anderer Färbung geraten, auch deshalb, weil die Flugorgane (Elytren) bei der

letzten Häutung mit angepaßt werden müssen." — Bei der Erklärung des Zustandekommens der Färbung hat man einmal mit einer besonderen Empfindlichkeit der Haut für die verschiedensten Farbentöne zu rechnen (wobei entweder die Sehorgane mitwirken oder allein maßgebend sein können, oder die Haut unmittelbar zu Farbenkopien befähigt ist) und ferner zu berücksichtigen, ob sich selbständig bewegende Chromatophoren oder die Epidermzellen Träger des Farbstoffes während der Ausfärbung sind. „Noch schwieriger zu verstehen ist es, wie ferner die Struktur des Bodens den Körper plastisch beeinflussen kann" (Vosseler). Im übrigen sei auf das Kapitel über mimetische Anpassung verwiesen.

B. Hautdrüsen.

Die Hautdrüsen kommen bei den Insekten in weiter Verbreitung und sehr mannigfacher Ausbildung vor und erfüllen recht verschiedene, z. T. noch nicht genügend erkannte Aufgaben. Von einer Darstellung im allgemeinen sehen wir im Interesse der Raumersparnis ab und bringen die Drüsen unter folgende Abteilungen:

1. Stinkdrüsen.

Unter den Orthopteren kommen den Phasmiden, Blattiden und Acridiiden Stinkdrüsen zu. Bei den Blattiden (*Stylopyga orientalis* L.) handelt es sich um Hauttaschen des 6. Tergits, welche starre verzweigte

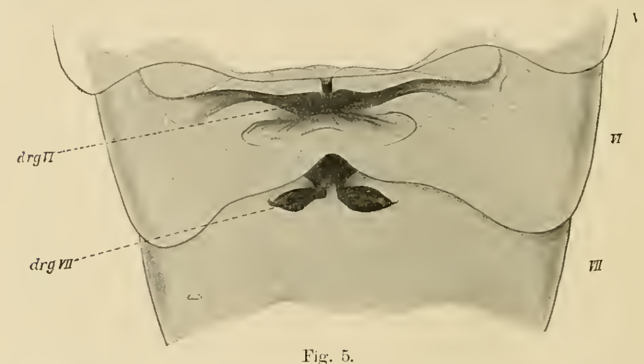


Fig. 5.
Oberflächenbild des 6. und 7. Abdominalsegmentes von *Phyllodromia germanica* L. Vergr. 50:1. (Oettinger 1906.)
drg VI Drüsengrube des 6. Segmentes; *drg VII* Drüsengrube des 7. Segmentes.

Borsten tragen und eine mehrschichtige drüsige Matrix besitzen (Minchin 1888). Sie münden zwischen dem 5. und 6. Abdominaltergite aus, treten infolge von Blutdruck nach außen vor und strömen dann den bekannten Gestank der Schaben aus; ihre Zurückziehung erfolgt durch

Muskeln. Diese Organe treten hier nicht nur bei beiden Geschlechtern, sondern schon bei den ersten Jugendformen auf (Haase 1889). Ferner sind anale Stinkdrüsen sowie sternale Drüsen entwickelt (vgl. letztere unter Hautdrüsen verschiedener Natur). — Bei der indischen Gattung *Corydia* sind seitlich an den ersten beiden Abdominalsegmenten Drüsensäcke entwickelt (Gerstäcker 1861), welche Haase (1889) für Stinkdrüsen erklärt (gegen Oudemans, der sie als Blutkiemen anspricht). — Das Männchen von *Aphlebia bivittata* Brullé besitzt in einer Rückengrube des 7. Abdominalsegmentes hufeisenförmig angeordnete lappige Drüsenorgane, welche unverzweigte Chitinhaare tragen (Krauß 1890). Der Stinkapparat von *Phyllodromia germanica* L. tritt nur bei dem geschlechtsreifen Männchen auf. Das 6. Segment trägt eine quergestellte spaltförmige Grube, das 7. Segment jederseits der Medianlinie eine ovale, scharf umrandete Öffnung (Fig. 5), an welche sich nach innen die Drüsen anschließen. Ihre Wand besteht aus zwei Zellschichten: abgeplatteten chitinogenen Zellen und nach innen von diesen dicht aneinandergedrängten Drüsenzellen. Der Ausführungsgang jeder der großen, in der Richtung ihrer Hauptachse stark gestreckten Drüsenzellen (Fig. 6) ist ein großenteils intracelluläres, von Chitin ausgekleidetes Lumen, welches die Cuticula durchsetzt. Die aus diesen Kanälchen austretenden Sekretkügelchen sammeln sich in den Taschen an und bilden hier eine homogene Masse, welche nicht unangenehm riecht. Die Drüsen sind nach Haase bei *Phyllodromia germanica* L. wohl nicht in demselben Sinne zu deuten, wie bei *Stylopyga orientalis* L., sondern als Duftorgane anzusehen (vgl. diese!). Oettinger 1906.

Fig. 6.
Teil einer Taschenwand von *Blatta germanica* L. Vergr. 600 : 1. (Oettinger 1906.)
ch Chitin; *stz* Stützzellen; *stz 1* eingesenkte Stützzellen; *drz* Drüsenzellen; *k* Kanälchen der Drüsenzellen.

Nach Vosseler (1901, 02) besitzen die beiden nordafrikanischen Arten *Oedaleus nigrofasciatus* (de Geer) und *senegalensis* (Krauß) in beiden Geschlechtern und sowohl in der Jugend als auch im erwachsenen Zustande unter dem Pronotum einen Stinkapparat „in Form einer großen herzförmigen, dorsoventral komprimierten Blase, deren Ausmündung in Form einer langen Querspalte auf der Zwischenhaut von Pro- und Mesonotum, nahe am Vorderrande des letzteren, liegt. Die Innenwand dieser nach vorn breiter werdenden Blase besteht aus zartem, reich gefälteltem Chitin, auf dem die Drüsenzellen einzeln oder in Gruppen

zwischen einfachen (Hypodermis-)Zellen liegen." Der chitinöse Ausführungsgang der Drüsenzellen ist lang, dünn und in der Zelle aufgerollt; er mündet durch einen engen Porus in das Lumen der Stinkblase. Das Sekret ist eine klare, stark lichtbrechende Flüssigkeit mit intensiv carabidenähnlichem Geruch; es tritt tropfenweise unter dem bei der Abwehr erhobenen Pronotumfortsatz hervor und kann wieder eingesogen werden.

Am Prothorax von *Anisomorpha buprestoides* Stoll (Phasmidae) ist ein Paar von Stinkdrüsen entwickelt, welche ein milchiges Sekret von scharfem Geruch produzieren; es kann ziemlich weit ausgespritzt und soll nach seinem Austritt sofort dampfförmig werden (Maynard 1889).

Bei den Forficuliden finden sich Drüsen, deren Sekret einen an ein Gemisch von Karbolsäure und Kreosot erinnernden Geruch besitzt. Am dritten und vierten Abdominalsegment liegt im Bereich der vier Plicae laterales am hinteren Rande der Segmente je eine kleine Öffnung, welche in die unter den Seitenfalten gelegenen Stinkblasen führt (Fig. 7), deren also im ganzen vier entwickelt sind. In der Stinkblase findet man das Sekret in Gestalt einer Emulsion von gelblicher oder bräunlicher Farbe, welche zur Abwehr von Feinden durch Muskeldruck 5—10 cm weit ausgespritzt werden kann. Die Blase ist als Einstülpung der Haut mit Chitin ausgekleidet. Ihr Epiderm besteht aus kleinen, polygonalen Zellen, zwischen welchen große Drüsenzellen zerstreut liegen, die das stinkende Sekret herstellen und durch einen chitinösen, größtenteils intracytär verlaufenden, gewundenen Kanal in die Blase austreten lassen. Weder an der Drüse noch am Epiderm der Blase konnten Nerven nachgewiesen werden, während spärliche, wenig verzweigte Tracheen an das Organ herantreten. Dagegen werden die Muskeln, die das Sekret austreiben, reichlich von Nervenstämmchen versorgt. — Den Jugendformen fehlen diese Stinkblasen, doch besitzen sie nach Meinert (1863) an den Wurzeln der Zangenzweige Stinkblasen, welche nur ihnen eigen sind. — Übrigens sind die einzelligen Stinkdrüsen keineswegs nur auf die Blasen beschränkt, sondern liegen auch am 3. und 4. Segment unter der Haut des Mittelrückens und ergießen ihr Sekret direkt nach außen. Vosseler hält es für möglich, daß dieses Sekret nicht nur zur Verteidigung dient, „sondern nebenher die für das Tier beim Schlüpfen und bei Nässe sehr wichtige fettige Beschaffenheit der Körperoberfläche verursacht." (J. Vosseler, 1890.)

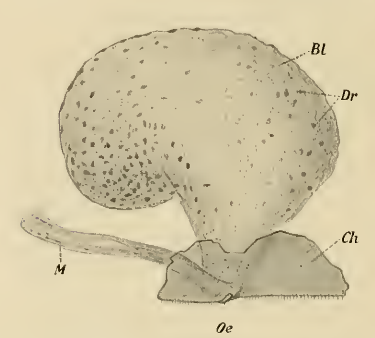


Fig. 7.
Linke Stinkblase von *Forficula auricularia* L. nach Entfernung der Körperdecke von oben gesehen. Vergr. 43 : 1. (Vosseler 1890.)
Bl Blase; *Dr* Drüsen; *M* Schließmuskel; *Ch* Chitin der Körperdecke; *Oe* Blasenöffnung.

Die Hemipteren besitzen ventrale thorakale (Imagines) und dorsale abdominale (Jugendformen) Stinkdrüsen. Künckel d'Herculais (1886) hat die letzteren zuerst gefunden; sie wurden von P. Mayer

(1874) als accessorische Drüsen, von Verhoeff (1893) als Dorsaldrüsen bezeichnet. Gulde (1902) hat sie bei Arten aus verschiedenen Familien untersucht und berichtet über sie folgendes:

„Schon bei flüchtiger Betrachtung der Rückenfläche des Abdomens zeigen sich mannigfaltige Bildungen in der Cuticula, welche die Lage der Dorsaldrüsen verraten," namentlich bei den größeren, bunt gefärbten Arten. Die Pentatomiden zeigen „einzelne schildförmige Vorwölbungen an den Hinterrändern der vorderen Dorsalplatte, unter denen an beiden Seiten des Schildes die hellgefärbten, meist schwarz umrandeten Ausgangsöffnungen oder Pori der Dorsaldrüsen liegen. Bei den Cydnidae, Sehiridae und den *Eurydema*-Arten sind es schwarze, metallisch schimmernde Zeichnungen, die sich lebhaft von den gelb oder weißgefärbten Tergiten abheben. — *Pyrrhocoris* zeigt die Pori als drei schwarze Pünktchen auf der einfach roten Dorsalfläche des Abdomens". — Die Poren sind teils rund, teils nierenförmig, besitzen im allgemeinen die Gestalt eines feinen Spaltes und liegen rechts und links symmetrisch zu der Medianlinie. Die beiden Poren sind entweder durch eine mehr oder minder breite Chitinbrücke voneinander getrennt oder es entsteht durch ihre Verschmelzung miteinander ein ziemlich großer unpaarer Spalt, der jedoch in der Regel zu einer kaum noch erkennbaren Punktöffnung verengt ist. Bei einigen Arten (*Cimex lectularius* L.) stehen die Poren auf kleinen Erhöhungen, bei *Syromastes* überdeckt sie ein kurzes Schildchen mit zwei langen retroversen Dornen. Bei älteren Individuen werden die Pori infolge ihrer Lage am Vorderende der zugehörigen Dorsalplatte von den übergreifenden Tergiten der vorausgehenden Abdominalsegmente bedeckt.

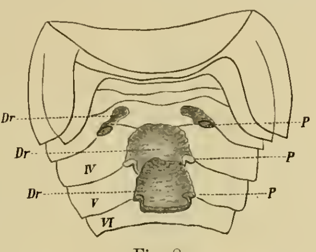


Fig. 8.
Rückenfläche des Abdomens von *Elasmostethus interstinctus* Reut. von der Ventralseite mit der vorderen paarigen und den beiden hinteren Drüsen. Vergr. 10 : 1. (Gulde 1902.)
Dr Drüsen; *P* deren Mündungen; *IV, V, VI* viertes bis sechstes Abdominalsegment.

Die Drüsenblasen bilden kleine Säckchen von runder, länglich rechteckiger oder trapezförmiger Gestalt, die bei Pentatomiden, *Syromastes* und *Pyrrhocoris* schon mit bloßem Auge sichtbar, bei vielen Arten (Tingidides, Saldides, Cimicides) aber sehr klein sind. Ihr blindes Ende ist dem Thorax zugewendet, ihr offenes Ende analwärts gerichtet (Fig. 8). Die Anzahl der Drüsen ist verschieden. Die Cydnidae (soweit sie untersucht wurden) haben drei unpaare Drüsen mit paarigen Poren, deren je eine dem Vorderrande der 4., 5. und 6. Dorsalplatte angehört. Ebenfalls drei Drüsen sind bei den Scutelleridae und Pentatomidae entwickelt; am Vorderrande der 4. Dorsalplatte bildet sich jedoch nicht eine einzelne unpaare Drüse, welche beide Poren umfaßt, sondern jeder Porus besitzt seine eigene Drüse. Es sind also hier, wie bei denjenigen Scutelleriden, deren vordere Poren weit auseinander gerückt sind, paarige Drüsen vorhanden, deren jede die ungefähre Gestalt eines Füllhornes hat. — Drei unpaare Drüsen besitzen ferner die Aradidae, Reduvidae, Nabidae, Cimicidae. Den Phymatiden und Coreiden fehlt

an der vierten Dorsalplatte die Drüse, und sie besitzen nur zwei unpaare Stinkorgane an der 5. und 6. Dorsalplatte. Bei den Berytiden, welchen ebenfalls die vordere Drüse fehlt, sind die beiden anderen bedeutend in die Länge gezogen. Die Lygaeiden haben z. T. nur zwei (*Lygaeus*), z. T. alle drei unpaaren Drüsen, die bei den Pyrrhocoriden stark entwickelt sind. Den Tingididen fehlt die hintere Drüse vollständig, bei den Saldiden und Capsiden ist nur die vordere vorhanden, während die Hydrometriden ebensowenig wie die Hydrocores Dorsaldrüsen besitzen.

Histiologisch wurden vornehmlich die Drüsen von *Pyrrhocoris apterus* L. untersucht. Sie sind untereinander übereinstimmend gebaute Einstülpungen der Haut und bestehen aus der von platten Zellen gebildeten „Membrana propria", einer Lage sekretorischer Zellen und der chitinösen Intima. Letztere ist besonders im Ausführungsgang stark und zierlich gefältelt; sie bildet den „beutelförmigen Sekretbehälter, in welchen eine Anzahl mehr oder weniger gewundener Schläuche, die Ausführungsgänge der Sekretionszellen, einmünden. An den intrazellulär gelegenen Anfangsteilen dieser Schläuche befindet sich ein kleines Bläschen, dem außerdem, wie schon P. Mayer (1874) richtig beobachtet hat, ein zweites, winziges Bläschen aufsitzt." Die Drüsenzellen bilden ein Zylinderepithel, enthalten große Kerne und in ihrem Basalteil die doppelten Bläschen „als Wurzeln des die Zelle in vielen Windungen durchziehenden Chitinröhrchens, welches das auszuführende Sekret durch die Intima in das Drüsenlumen leitet" (Fig. 9).

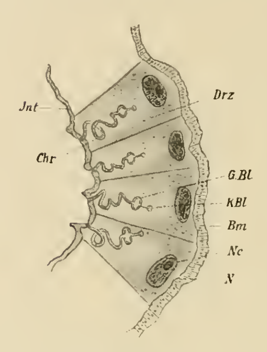


Fig. 9.
Ein Teil der Drüsenwand (mittlere Drüse) von *Pyrrhocoris apterus* L., stark vergrößert. (Gulde 1902.)

Int. Intima; *Chr* Chitinröhrchen; *N* Kern; *Nc* Nucleolus; *Bm* Basalmembran; *KBl* kleines Bläschen; *G. Bl* großes Bläschen; *Drz* Drüsenzelle.

Die genauere Untersuchung lehrt, „daß die beiden Pori eigentlich nicht voneinander getrennt sind, daß, im strengsten Sinne genommen, von zwei getrennten Pori gar nicht die Rede sein kann. Die Mündung der Drüse ist vielmehr ein einziger unpaarer Spalt, welcher in seiner Mitte durch eine von seinem Vorderrande zum Hinterrande reichende und über denselben greifende, schmälere oder breitere Chitinzunge überbrückt wird, wodurch die Bildung zweier scheinbar getrennter Pori entsteht". Der Verschlußmechanismus beruht auf Elastizität der chitinösen Lippenränder und der gemeinsamen Chitinumwallung sowie auf besonderen Strukturverhältnissen (Näheres siehe i. d. Mitteilungen von Gulde). Zum Öffnen des Verschlusses sind besondere Muskeln vorhanden.

„Das Sekret der Drüsen ist eine helle und klare Flüssigkeit, in welcher stark lichtbrechende Öltröpfchen herumschwimmen, die beim Verdunsten den bekannten widrigen, an Fettsäure erinnernden Geruch hervorbringen. Nach den Untersuchungen Künckel's stimmt das Sekret der Dorsaldrüse mit dem der Thorakaldrüse der Imagines überein. Es ist eine stark sauer reagierende Flüssigkeit, die zartes Lackmuspapier leicht rötet." Nach Carius enthält das Sekret von *Raphigaster nebulosa* Poda eine der Ölsäure ähnliche Substanz, die „Cimicinsäure"

($C_{15}H_{28}O_2$). Der Geruch des Drüsenproduktes ist nicht immer für menschliche Nasen unangenehm. Manche Arten riechen gar nicht (Nabiden, Saldiden, Capsiden), andere duften angenehm (*Brothrostethus annulipes* Costa, *Therapha hyoscyami* L., *Piezostethus cursitans* Fall.). Beide Drüsenarten werden als Wehrdrüsen aufgefaßt, schützen aber die Wanzen nicht vor jedem Feind (Gulde 1902).

Die ventralen thorakalen Stinkdrüsen der Imagines wurden zuerst von Leon Dufour beschrieben. Landois' (1868) z. T. irrtümliche Angaben wurden von Künckel (1886) berichtigt. — Die Drüse setzt sich aus zwei gestreckten, lappigen Säckchen von gleicher Länge zusammen, welche symmetrisch zwischen der Insertion der Hinterbeine liegen. Jedes Säckchen öffnet sich mit eigenem Porus in eine trapezoide Tasche, welche die sternale Metathoraxregion einnimmt. Die Basis der Tasche ist zweilappig und zeigt jederseits der Medianlinie hinten zwei Gruppen kleiner Drüsenblindsäcke; sie mündet nach außen durch zwei Öffnungen, welche in einer Vertiefung an den Seiten des Metasternums auf gleicher Höhe mit der Insertion des dritten Beinpaares liegen (Künckel 1886). Die Drüsenzellen sind birnförmig, ihr verschmälertes offenes Ende ist dem gemeinsamen Hohlraum zugewendet, in welchen das abgesonderte stinkende flüchtige Öl hineinfließt. Die Taschen dienen dem Sekret als Speicherraum und sind zartwandig und expansionsfähig. Der Drüsenapparat soll reich innerviert sein. Besondere Muskeln, welche das Sekret austreiben, fehlen. Das Sekret schwimmt und bildet auf Wasser kleine Fettaugen, ist in Alkohol löslich und greift beim Verdunsten die Konjunktiva der Augen stark an (Landois 1868).

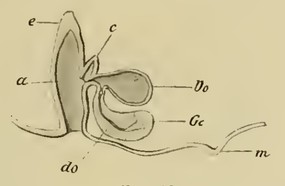


Fig. 10.

Teil eines Querschnittes durch den Thorax eines erwachsenen Tieres von *Pyrrhocoris apterus* L. dicht oberhalb des 3. Beinpaares. Schematisch. Vergr. 50 : 1. (P. Mayer 1874.)

m Mediane des Körpers; *e* entothoracisches Horn; *c* Verschlußconus; *Vo* Reservoir; *Gc* Drüse; *do* zweiteiliger Ölgang; *a* Öffnung des Reservoirs in das Horn.

Bei *Pyrrhocoris apterus* L. ist der Stinkapparat komplizierter gebaut als bei der Bettwanze und besteht aus der Drüse, dem Reservoir und dem Ausführgang mit Schließkegel und Öffnungsmuskel (Fig. 10). Die Drüse erscheint bohnenförmig und besitzt Tunica propria, sezernierendes Zylinderepithel und Intima, die den Kanal für das Sekret umgibt. In jede Zelle ragt ein flaschenförmiges Röhrchen von der Intima aus hinein. Das Reservoir ist eine kuglige Blase, deren ausgezogener Hals den Ölkanal der Drüse aufnimmt und an ihrer Ausmündung den Schließkegel trägt, welcher in seiner Ruhelage den Austritt des Sekretes nicht gestattet, aber von den Fasern eines kräftigen Muskels umfaßt wird, der sich beinahe quer durch den Thorax ausspannt und sich an die äußere Haut ansetzt; er bewirkt die Öffnung des Reservoirs.

Daß die dorsalen Stinkdrüsen nur bei den Jugendformen entwickelt sind und mit der Häutung zur Imago verschwinden, um durch die definitiven ventralen Drüsen ersetzt zu werden, ist mit dem Fehlen der Flügel in der Jugend und deren späterem Vorhandensein in Zusammenhang zu bringen. Die Flügel würden die dorsalen Stinkdrüsen bedecken und in ihrer Funktion sehr beeinträchtigen.

Unter den Neuropteren sind bei der Imago von *Chrysopa* Stinkdrüsen entwickelt, deren Sekret einen unerträglichen Gestank verbreitet. Sie wurden erst neuerdings von McDunnough (1909) als zwei im Vorderteil des Prothorax gelegene, gesondert und ziemlich ventral dicht hinter dem Vorderrande mündende, lange, sehr unregelmäßig ausgebuchtete Schläuche beschrieben, deren kleine acinusartige Ausstülpungen besonders reichlich mit Drüsenzellen ausgestattet sind. Der Hals (Ausführgang) der Drüsenblase besitzt Zylinderepithel und einen Schließmuskel. Zwischen einer unzusammenhängenden Schicht kleiner platter Zellen liegen in der Drüse ebenfalls keine zusammenhängende Schicht bildende, umfangreiche Drüsenzellen in großer Anzahl. Der chitinöse intracelluläre Ausführungsgang ist auch hier vorhanden. Im ganzen besteht eine weitgehende Ähnlichkeit mit den Stinkdrüsen der Forficuliden.

Bei den Lepidopteren scheinen Stinkdrüsen verhältnismäßig selten entwickelt zu sein. Sie wurden von F. Müller (1878) bei den Gattungen *Heliconius, Eucides, Colaenis* und *Dione* gefunden. Sie liegen bei den Weibchen dorsal zwischen den beiden letzten Abdominalsegmenten und werden auf Reiz in Gestalt eines großen, gelblichen, widerlich riechenden Wulstes hervorgestülpt, welcher durch eine seichte Längsfurche in eine rechte und linke, kuglig gewölbte Hälfte geteilt wird. Der Sitz des Geruches sind zwei den Halteren der Dipteren vergleichbare gestielte Kölbchen, welche jederseits am Hinterrande des vorletzten Segmentes liegen. Der Kopf dieser Kölbchen ist mit Schuppen besetzt, zwischen welchen sich eine meist gelbe, riechende Masse ansammelt. — Die Männchen besitzen zwei kleine, denselben Geruch verbreitende Wülste an der Innenseite der Afterklappen. Über die Produzenten des Sekretes berichtet Müller nichts.

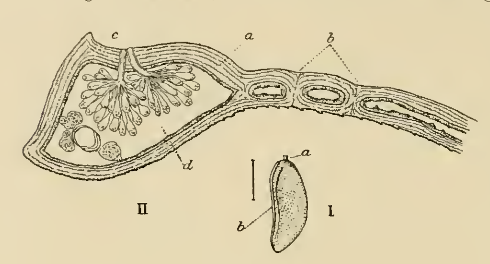


Fig. 11.

I Linker Deckflügel von *Melasoma tremulae* F.
a Ansatzpunkt an den Mesothorax; *b* die Wehrdrüsen enthaltende Verdickung.
II Querschnitt durch den Deckflügel; Vergr. 80 : 1.
a Cuticula; *b* obere und untere Flügelwand miteinander verbindende Pfeiler; *c* Austrittsstelle des Verteidigungssekretes; *d* Blutlacune mit den Drüsen (Fettkörper und Trachee). Cuénot 1896.

Coleoptera: Bertkau (1882) beschreibt den Stinkapparat von *Lacon murinus* L. (Elateride) als zwei kurze, hornförmig gekrümmte, durchscheinende Schläuche an der Rückenschiene des letzten frei hervortretenden Abdominalsegmentes an dem Winkel, den Vorderrand und Seitenrand miteinander bilden. Während sich der Käfer beim Ergriffenwerden „tot stellt" und das letzte Abdominalsegment nach unten umbiegt, stülpt er die basal weißen, an der Spitze grünlichen Säckchen (durch Blutdruck?) aus. Ihr letztes Drittel ist reich mit kugligen Drüsenzellen ausgestattet, deren lange und feine, vielfach verschlungene Ausführgänge gruppenweise in die Säckchenwand münden. Die Ausführgänge beginnen in der Zelle neben dem Kern mit schwacher An-

schwellung. Das Drüsensekret verbreitet einen starken Aasgeruch mit schwacher Beimischung von Moschus. Gegen das Ende der Lebenszeit des Käfers (Juni, Juli) atrophieren die Drüsen, und die Säckchen werden



Fig. 12.
Stinkdrüsen von *Blaps mortisaga* L. Vergr. ungef. 12:1. (Gilson 1889.)

dann selbst bei stärkerem Druck nicht mehr ausgestülpt.

Melasoma populi L. und *tremulae* F. lassen gereizt aus einer Furche am Außenrande der Deckflügel eine riechende und unangenehm schmeckende Flüssigkeit austreten, das Produkt einzelliger, rosettenförmig gruppierter Drüsen mit gemeinsamen Ausführgängen, welche im Leistenwulst der Elytren namentlich an dessen vorderem Ende liegen (Fig. 11).

Recht eigenartig und interessant gestaltet sich der Bau der Stinkdrüsen bei *Blaps mortisaga* L. Sie liegen als zwei zylindrische Körper jederseits vom Enddarm im hinteren Abdominalabschnitt und vereinigen sich in der ventralen Medianlinie zu einem unpaaren kurzen chitinösen Abschnitt, der zur Cuticula des letzten Segmentes zieht. Die Länge dieser weißen oder orangegelben Organe schwankt zwischen 2 und 5 mm. Ihr Sekret gibt den Tieren ihren charakteristischen Geruch. Die Drüsenorgane bestehen aus zwei Einstülpungen der Cuticula, welchen zahlreiche Drüsenlappen von verschiedener Form und Größe aufsitzen (Fig. 12). Ihr Sekret enthält zahlreiche nadelförmige Kristalle, welche einem farblosen Öl eingelagert sind. Den feineren Bau eines Drüsenläppchens bringt Fig. 13 zur Anschauung. Seine großen Zellen sind epithelial an-



Fig. 13.
Ein stärker vergrößerter Drüsenlappen des Stinkapparates von *Blaps mortisaga* L. (Gilson 1889.)

geordnet und umschließen ein gemeinsames enges Lumen. Nur wenige Zellen liegen von den übrigen, denen sie sonst vollkommen gleichen, gesondert außerhalb des Epithels und stehen mit dem Drüsenkomplex durch einen verschieden langen Stiel in Verbindung. Jede Zelle entsendet einen anfangs dicken und mehr oder minder gewundenen Ausführungsgang, der sich alsbald stark verjüngt und sich als dünnwandiger Kanal bis zur Basis des Drüsenlappens fortsetzt, wo er auf der Cuticula des Reservoirs mit feinem Porus ausmündet. Jede Zelle umschließt eine voluminöse vakuolenartige Blase mit radiär angeordnetem Inhalt (Fig. 14). In der Blase beginnt mit einer Ampulle der Ausführungsgang. Die radiäre Struktur der Blase wird durch zahlreiche gerade feine Fäden hervorgerufen, welche sich einerseits an das Zellplasma, andererseits an die Ampulle ansetzen; sie sind protoplasmatischer Natur wie das netzige Gerüstwerk der Zelle, jedoch resistenter, stehen aber mit dem Gerüst des Zellplasmas in Verbindung und stellen nur dessen Fortsetzung dar. Es handelt sich also wohl um extracelluläre Oberflächen-

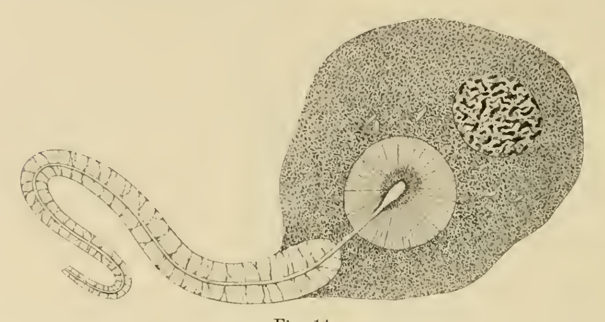


Fig. 14.
Isolierte Drüsenzelle des Stinkapparates von *Blaps mortisaga* L., stark vergrößert. (Gilson 1889.) Erklärung im Text.

differenzierungen, in welchem Falle die Blasenmembran der ins Innere verlagerten Zelloberfläche entsprechen würde, während die Membran einer entsprechend gekrümmten Reihe von Basalkörnern gleichzusetzen wäre. — Die Flüssigkeit, welche die radiären Fäden umgibt, ist stärker lichtbrechend als Wasser und eiweißhaltig (Gilson 1889). — Bemerkt sei hier übrigens, daß die Bezeichnung „Stinkdrüsen" für vorbeschriebene Organe zwar vom menschlichen Standpunkte aus berechtigt erscheint, daß aber aus der Wirkung ihres Sekretes auf unsere Geruchsorgane kein sicherer Schluß auf deren Bedeutnng für ihre Träger gezogen werden kann, weil wir über die Wirkung der fraglichen Sekrete auf ähnliche oder andersartige Geruchsorgane nichts wissen. Bei ihrer Deutung ist daher, um Anthropodoxien zu vermeiden, Vorsicht geraten.

Anhangsweise sei hier die reflektorische Blutung besprochen, welche bei gewissen Insekten beobachtet worden ist.

Timarcha und *Galeruca* lassen aus dem Munde, die Coccinelliden, Canthariden und Meloiden aus dem Tibiofemoralgelenk der Beine auf mechanische, chemische und elektrische Reize große Tropfen einer Flüssigkeit von verschiedener Beschaffenheit ausfließen, welche Cuénot

in Übereinstimmung mit Leydig (gegen Magretti 1881, Bono 1889, Beauregard 1890) nicht für das Sekret epidermaler Drüsen, sondern für Blut hält. Die Flüssigkeit sei durchaus mit dem im Körper enthaltenen Blut identisch, es handle sich somit um eine reflektorische Blutung. Über den Austrittsweg des Blutes gehen die Ansichten auseinander, und es ist zweifelhaft, ob präformierte Öffnungen vorhanden sind, ob sie erst an präformiertem Locus minoris resistentiae unter der Wirkung des Blutdruckes auftreten oder ob die Haut osmotisch durchlässig ist. Nach der Blutung tritt der Tropfen wieder zurück (*Timarcha, Galeruca*), sei es, daß er durch den Mund aufgesogen wird, sei es, daß er in die Leibeshöhle zurückfließt. Beides erscheint möglich, ohne sicher beobachtet worden zu sein. Die reflektorische Blutung erscheint als wirksames Schutzmittel, weil das Blut überall da, wo sie vorkommt, Lösungen übelriechender oder -schmeckender Substanzen enthält; natürlich kann sie nicht gegen jeden Feind schützen. Nach Bono enthält das Blut von *Timarcha pimelioides* H.-S. ein Gift, welches Fliegen in wenigen Minuten und Meerschweinchen, Hunde und Frösche schnell durch Herzlähmung tötet. Spinnen verschmähen mit Coccinellenblut bestrichene Fliegen (Lutz). Durch Leydy, Bretonneau, Beauregard u. a. ist bekannt, daß das Blut der *Lytta vesicatoria* L. eine beträchtliche Menge des blasenziehenden Cantharidins (des wirksamen Stoffes der „spanischen Fliege") enthält, welches auf Tiere tödlich wirken kann; und das scharf bittere Blut der *Meloë*-Arten stößt sogar die gefräßigen Carabiden ab. Doch werden *Lytta* und *Meloë* ohne Schaden von Fröschen verzehrt, welche dagegen Coccinellen und Melasomen verschmähen. (Näheres siehe Cuénot 1896.)

Porta (1903) behauptet (gegen Lutz, Leydig u. a.), daß es sich in dem gelben Safte der Coccinellen nicht um Blut, sondern um Gallenflüssigkeit handle, welche von den Zellen der Mitteldarmfollikel ausgeschieden werde und die Darmwand bei der durch den Reiz veranlaßten Kontraktion der Mitteldarmmuskulatur durchsetze, um in die Leibeshöhle zu gelangen. Von hier aus soll die Gallenflüssigkeit, ohne sich mit dem Blute zu mischen, durch die Hautspalten ausfließen. Da also die Flüssigkeit kein Blut sei, so seien auch die in ihr enthaltenen Zellen keine Blutkörperchen, sondern abgestoßene Darmzellen, welche gleichzeitig durch die Darmwand in die Leibeshöhle eingetreten seien (?! D.). Hollande (1907) konstatiert gegen Porta, daß die Kügelchen des Blutes von *Coccinella 7-punctata* L. nicht aus Cholesterin bestehen und auch nicht aus Leberdrüsen stammen, die in Wirklichkeit gar nicht existieren.

Auch bei den Orthopteren kommt die reflektorische schützende Blutung vor. *Eugaster guyoni* Serv. spritzt, wenn man ihn ergreifen will, nach allen Richtungen 40—50 cm weit eine orangefarbige Flüssigkeit von sich (Vosseler 1901/02), welche aus Poren der drei Beinpaare zwischen Coxa und Trochanter hervortritt. Dieses Blut wirkt nach Bonnet und Finot kaustisch und kann eine starke Entzündung der von ihm getroffenen Konjunktiva sowie Blasen an den Bindehäuten zwischen den Fingern hervorrufen, wogegen Vosseler mitteilt, daß verschiedene Versuche, auf den menschlichen Augen-, Mund- und Nasenschleimhäuten eine Entzündung damit hervorzurufen, fehlschlugen.

Bei *Ephippiger brunneri* Bol. sieht man, wenn das Tier die Verteidigungsstellung einnimmt, unter dem Pronotum an der Basis jedes Vorderflügels eine glänzende kleine Blase hervortreten, deren Wand ausschließ-

lich von der hier sehr zarten Haut gebildet wird. Mit nachlassendem Blutdruck schrumpft sie zusammen und verschwindet; aus ihr tritt zur Verteidigung das Blut hervor, dessen Geschmack fast unerträglich bitter ist. Durch seine Schutzblutung sah Cuénot das Tier wiederholte Angriffe einer *Lacerta agilis* L. erfolgreich zurückweisen (Cuénot 1896).

Vosseler spricht sich dagegen aus, daß bei den Locustiden eine reflektorische Blutung stattfinde, betrachtet diese vielmehr als einen willkürlichen Akt. *Platystolus* und *Eugaster* spritzen bei drohender Gefahr „keineswegs blindlings darauf los", sondern nehmen regelrecht entsprechende Stellungen ein und zielen, bevor sie ihre Ladung abgeben.

Die Larven von *Cimbex, Trichiosoma* und *Clavellaria* spritzen gereizt eine hellgrüne oder weißliche Flüssigkeit von sich, welche mit dem Blut identisch ist und nicht, wie Cholodkovsky (1897) zunächst irrtümlich annahm, aus den zahlreichen Hautwarzen stammt. De Geer hatte braune Punkte oberhalb der Spiracula für die Stellen erklärt, aus welchen die Flüssigkeit austrete. Es handelt sich in ihnen um Vertiefungen, welche zum Ansatz kräftiger Muskeln dienen. In dem halbmondförmigen Chitinrahmen, der diese Vertiefung von oben und außen begrenzt, findet sich eine Spalte, welche das Blut hervortreten läßt. Der chitinöse Halbmond besteht aus zwei fest aufeinander gepreßten Lippen, an welche sich Muskeln ansetzen und bei ihrer Kontraktion diese Lippen auseinanderziehen, dem Blute den Ausgang öffnend. — Die Warzen, welche mit dem Blutspritzen nichts zu tun haben, sind in großer Anzahl namentlich in der Umgebung der Spiracula entwickelt. Jede Warze besteht aus einer Gruppe hoher Epidermzellen, an welche sich oberflächenwärts ein Reservoir anschließt, dessen Ausführungsgang auf dem Warzengipfel mündet. Das Sekret dieser Organe ist eine öl- oder wachsartige Substanz, welche einen durchsichtigen oder mehlartigen, schützenden Hautüberzug bildet. Da er vom Blute nicht benetzt wird, nimmt dieses bei langsamem Austritt Tropfenform an. Die Warzen und Hautzylinder der Cimbicidenlarven entsprechen den Dornwarzen der *Lophyrus*-Larven (Cholodkovsky 1897).

2. Duftdrüsen.

A. Lepidopteren.

Hautdrüsen, welche ein duftendes Sekret produzieren, finden sich bei den Lepidopteren in beiden Geschlechtern und haben allem Anscheine nach ausschließlich sexuelle Bedeutung, indem der Duft, der ja im Leben dieser blütenbesuchenden Tiere unzweifelhaft eine wichtige Rolle spielt, zum Anlocken des anderen Geschlechtes und als Begattungsreiz dient. Die Qualität der Lockdüfte kann recht verschieden sein: der Duft von *Pieris napi* L. ♂ erinnert an manche Cruciferen oder an Zitrone, von *Didonis biblis* Fabr. ♂ an Heliothrop, von *Callidryas arganta* Fabr. ♂ an Moschus. *Dircenna xantho* ♂ riecht nach Vanille, andere Lepidopteren strömen Düfte aus, welche denen verschiedener Bluten oder Früchte nahekommen.

a) Duftdrüsen der Männchen. Bei den männlichen Lepidopteren kommen die Duftorgane an den verschiedensten Körperstellen vor: bei den Pieriden und Lycaeniden auf den Flügeln verstreut, bei *Eurema, Euploea* und *Colias* zu „Duftflecken" lokalisiert, bei den Hespe-

riden in umgeschlagenen Teilen des Flügelrandes (Costalumschlag), bei *Danais* in Flügelfalten; an den Extremitäten des Thorax findet man sie bei den Hesperiiden, Noctuiden, Geometriden und Hepialiden an allen drei Paaren, am häufigsten an den Tibien; am Abdomen basal bei Sphingiden, *Hadena, Dichonia, Brotolomia, Mania, Mamestra, Leucania, Xanthia, Oporina*; distal am Abdomen bei *Danais, Euploea, Porthesia* (deren Afterbusch einen Moschusgeruch ausströmt).[1])

Der Duftapparat ist stets epidermaler Natur, und an seinem Aufbau beteiligen sich beide Hautschichten: das Epiderm liefert die Drüsen, die Cuticula die Schuppen oder Haare, welche zum Zwecke der schnelleren und ausgiebigen Verdunstung des duftenden Sekretes in verschiedener Weise ausgebildet sind. Von den zahlreichen bekannt gewordenen und z. T. noch nicht genau untersuchten Duftorganen seien hier zur näheren Beschreibung nur einige herausgegriffen.

Bei den Pieriden tragen alle verstreut auf den Flügeln stehenden Duftschuppen an der Spitze einen feinen Haarbüschel („Federbuschschuppen"). Sie sind bei *P. napi* L. erheblich länger als die übrigen Schuppen, länglich lanzettlich (Fig. 15), am Grunde eingebuchtet und mittels eines Stieles in ihrer Alveole auf der Flügelcuticula befestigt. Unter den Alveolen liegen die Duftdrüsen. Da die Duftschuppen sehr leicht abfallen, werden sie möglicherweise von dem Tier selbst durch Aneinanderreiben der Flügel entfernt, wodurch dem Sekret der Austritt gestattet wird.



Fig. 15. Duftschuppe von *Pieris napi* L. Vergr. 350 : 1 (Illig 1902.) *h* Haarbüschel; *l* Chitinlängsleisten; *gr* Grundschuppe; *st* Duftschuppenstiel.

Die Lycaeniden haben schaufel- oder löffelförmige Duftschuppen und mehrkernige Drüsen. Die Mehrkernigkeit kommt übrigens bei diesen Drüsen häufiger vor, doch kann man in manchen Fällen zweifeln, ob mehrere Kerne oder nur ein stark verzweigter Kern vorhanden sei.

Euploea besitzt auf jedem Flügel einen Duftfleck. Dieser liegt am Vorderflügel unterseits, am Hinterflügel oberseits, und beide passen in der Ruhelage der Flügel aufeinander. Unter jeder Duftschuppe liegt eine mehrkernige Drüsenzelle, deren Sekret durch feine Poren der Schuppe austreten soll.

Wie schon bei *Euploea* deutlich die Tendenz zu erkennen ist, zunächst noch mit einfachsten Mitteln die lokalisierten Duftorgane zu schützen, so sehen wir den nach oben umgeschlagenen Innenrand der Hinterflügel als Schutzeinrichtung bei exotischen Papilioniden (Haase 1886, 1887) entwickelt, während bei vielen Hesperiiden (Müller, Aurivillius) der Vorderrand nach oben umgebogen ist (Costalumschlag) und die Duftorgane bedeckt. Es scheint, als ob hier das Sekret neben den Schuppen austrete

[1]) Während der Drucklegung erschien eine Arbeit von Stobbe (Die abdominalen Duftorgane der männlichen Sphingiden und Noctuiden. Inaug.-Dissert. Berlin, Juli 1911), auf die hier besonders hingewiesen sei.

und an der ausgedehnten Oberfläche der Gesamtheit der Duftschuppen schnell verdunste. Ein anderes Schutzmittel besteht darin, daß die Flügelfläche sich einfaltet und der Faltenraum die Duftschuppen umschließt (kommaförmiges Duftorgan von *Hesperia sylvanus* Esp., *thaumas* Hfn.), wobei dann die Falte noch durch breite Deckschuppen nach außen abgeschlossen sein kann (*Hesperia comma* L., *Argynnis paphia* L.).

Die Duftorgane der Beine tragen gewöhnlich (Müller, Aurivillius) Büschel langer Dufthaare, welche, in der Ruhe zusammengelegt, strahlig ausgebreitet werden können, sobald das Organ in Tätigkeit treten soll. Einfache Duftbüschel dieser Art sind an den Hinterschienen mancher Hesperiiden (*Syrichthus malvae* L., *alveus* Hb., *carthami* Hb.) entwickelt. Auch hier tritt das Bestreben, die Dufthaare möglichst zu schützen, deutlich dadurch in Erscheinung, daß diese zusammengelegt und in einer Rinne der Tibieninnenseite verborgen werden. Das Aufrichten der Haare geschieht hier unter dem Einfluß von Muskelkontraktion (Illig 1902).

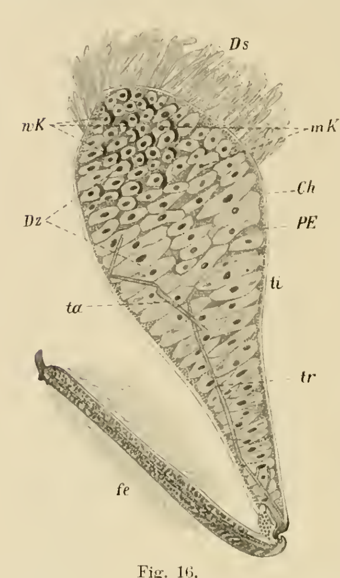


Fig. 16.
Femur, Tibia und rudimentärer Tarsus des dritten rechten Beines von *Hepialus hecta* L. ♂ von der Ventralseite aus gesehen, vergrößert. (Deegener 1902.)
fe Femur; *tr* Trachee; *ta* Tarsus; *ti* Tibia; *PE* Plattenepithel; *Dz* Drüsenzellen; *ch* Chitincuticula; *wk* wandständige Kerne; *mk* mittelständige Kerne.

Bei *Hepialus hecta* L. sind die in den Tibien der Hinterbeine gelegenen Duftorgane in sehr vollkommener Weise entwickelt. Die ganze Tibia ist stark erweitert und der Tarsus infolge des Nichtgebrauches rudimentär geworden, aber noch vorhanden. An der dem Körper zugewendeten Seite der Tibia liegt das dreieckige Porenfeld, auf welchem einerseits die großen Drüsenzellen münden, andererseits die Duftschuppen stehen (Fig. 16). Die Duftzellen konvergieren alle nach dem Poren- oder Duftfelde zu und füllen den größten Teil des erweiterten Tibienhohlraumes aus (Fig. 17). Sie sind fast an ihrer ganzen Peripherie von Blut umspült und besitzen je zwei verschiedene Kerne. Ihr Sekret wird durch den während der geschlechtlichen Erregung gesteigerten Blutdruck (das Tier führt einen Balzflug aus) in die an ihrem distalen Ende keulig erweiterten Duftschuppen gepreßt, welche sich infolge dieses Druckes (nicht durch die Wirkung besonderer Muskeln) aufrichten und das Sekret durch ihre dünne Wand verdunsten lassen. Auch bei *H. hecta* L. ist eine recht vollkommene Schutzvorrichtung des Duftorganes in Gestalt einer rechten und linken Tasche an der Unterseite des ersten Abdominalsegmentes zur Ausbildung gekommen, in welche die ganze Tibia hineingesteckt werden kann. Nur während des Balzfluges läßt das Männchen die

Hinterbeine ganz frei hängen, und man kann dann den Duft deutlich wahrnehmen, welchen Barrett (1882) dem der Ananas, ich (1902) dem der Walderdbeere ähnlich fand.

Mit der Entwicklung dieser sehr leistungsfähigen Duftorgane an den Tibien steht unzweifelhaft der schon von Degeer (1778) beschriebene eigentümliche Pendelflug der männlichen Tiere in Zusammenhang, den Schaposchnikow (1905) auch für *Phassus Schamyl* Chr. beschreibt, wo sich dieser Flug wie auch das Duftorgan, etwas abweichend gestaltet. Man kann das Duftorgan von *Ph. Schamyl* Chr., das ebenfalls der Tibia des letzten Beinpaares angehört, als eine primitivere Form auf dem Entwicklungswege ansehen, an dessen Ende das Organ von *Hepialus hecta* L. steht. Dementsprechend wird hier auch die Flugform noch nicht so vollständig von dem Duftorgan bestimmt, wie bei *H. hecta* L. (Deegener 1905).[1])

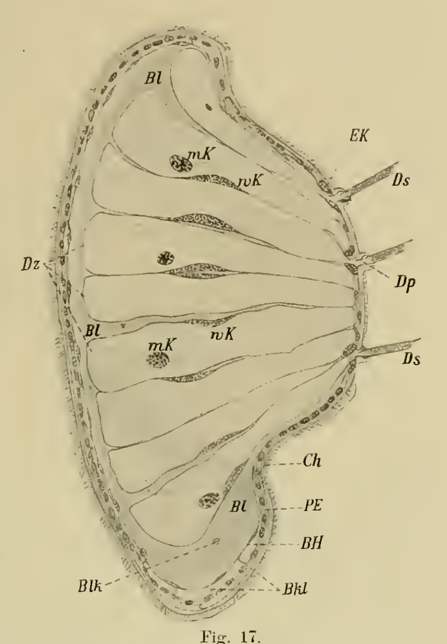


Fig. 17.

Querschnitt durch die distale Partie der Tibia von *Hepialus hecta* L. noch im Bereiche des Porenfeldes. Drei Poren und Duftschuppen sind angeschnitten. Vergr. (Deegener 1902.)

Bl Blut; *mk* mittelständiger, *wk* wandständiger Kern; *EK* größere Epidermkerne in der Umgebung der Poren; *Ds* Duftschuppen; *Dp* Duftporen; *Dz* Drüsenzellen; *Ch* Chitin; *PE* Epiderm; *BH* Bindegewebige Hülle; *Bkl* Bälkchen zwischen Epiderm und Bindegewebshülle; *Blk* Blutkörperchen.

Duftorgane der Vorderbeine sind bei *Pechipogon barbalis* Cl. und bei *Catocala*-Arten bekannt geworden (Edwards, Kirby, Bailey, Haase). Am Vorderbein von *P. barbalis* Cl. sind drei Duftbüschel entwickelt, deren größter dem Femur nahe dem Tibiofemoralgelenk angehört, während die beiden anderen an der Tibieninnenseite liegen (Fig. 18). Das aus den großkernigen Drüsenzellen austretende Duftsekret dürfte in den basalen Teilen der Dufthaare ausgeschieden werden, ähnlich wie bei *Phassus Schamyl* Chr. Außer den Basaldrüsen finden sich hier noch Nebendrüsen in der Tibia näher dem Tarsus, welche da münden, wo die distale Hälfte der Duftbüschel in der Ruhe liegt. Von den ihnen zugehörigen Schuppen sollen die distalen Enden der Haare mit Duftstoff versorgt werden. Die Duft-

[1]) Vgl. Schneider, *Hepialus humuli*, Beobachtungen, in Internat. Entom. Zeitschr. Guben. 5. Jahrg. 1911.

büschel, welche auch hier mit Schutzvorrichtungen versehen sind, werden im Gegensatz zu *Hepialus hecta* L. durch Muskeln aufgerichtet und niedergelegt (Illig 1902).

An der Basis des Abdomens liegen die Duftorgane namentlich bei den Sphingiden, bei *Acherontia atropos* L. und *Sphinx ligustri* L. in einer Längsfalte des ersten und zweiten Abdominalsegmentes auf der Grenze zwischen Sternit und Tergit, also in geschützter Lage. Die Duftdrüsen bilden Felder, sind langgestreckt und großkernig. Ihr Sekret scheint osmotisch durch die Wand der hohlen Dufthaare hindurchzutreten. Außerdem ist ein zweites großes Drüsenfeld im Bereich der Falte am zweiten Abdominalsegment vorhanden, dessen Schuppen sehr

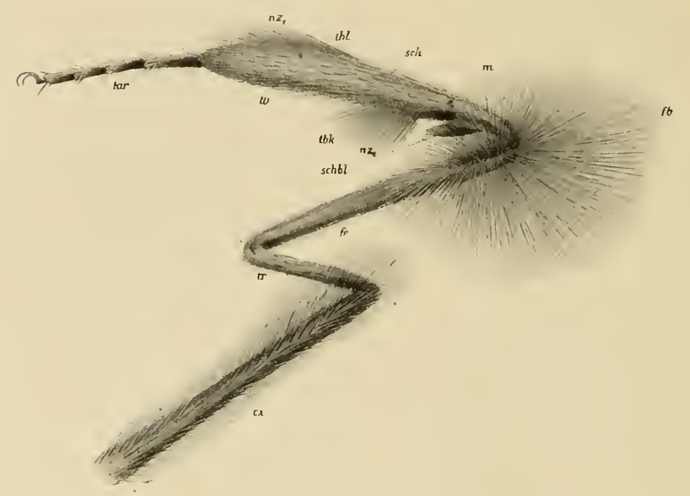


Fig. 18.
Rechtes Vorderbein von *Pechipogon barbalis* Cl. Vergr. 20 : 1. (Illig 1902.)
tar Tarsus; *nz* Nebendrüsen; *tb* Tibia; *tbl* langes, *tbk* kurzes Tibiabüschel; *sch* Anhang der Tibia; *m* Muskeln; *fb* Duftbüschel am Femur; *fe* Femur; *cx* Coxa; *tr* Trochanter; *schbl* Schienenblatt.

klein sind. Möglicherweise handelt es sich um einen accessorischen Duftapparat, wie bei *Pechipogon.* Die ganze Duftfalte kann durch Blutdruck ausgestülpt und durch Muskeln zurückgezogen werden (Illig 1902).

Bei den Danaiden und Euploeen befindet sich der Duftapparat am Ende des Abdomens: ein Duftpinsel tritt jederseits zwischen dem 7. und 8. Segment hervor (Müller, Haase, Illig). Die Duftorgane haben die Gestalt langgestreckter Säcke, welche sich vom 7. bis zum 4. Abdominalsegmente erstrecken und als Einstülpungen der äußeren Körperhaut in die Leibeshöhle mit Chitin ausgekleidet sind. Die Dufthaare liegen in dieser Tasche und entspringen von Alveolen in deren Grunde, wo sich auch die zweikernigen Drüsenzellen befinden. Auch hier wird die Tasche durch Blutdruck ausgestülpt und durch Muskeln zurückgezogen (Illig).

Funktion der Duftdrüsen männlicher Lepidopteren. Man darf annehmen, daß ursprünglich alle Schmetterlinge kleine epidermale Drüsenzellen besaßen, deren Sekret es zunächst den mit feinen Geruchsorganen ausgestatteten Tieren ermöglichte oder doch erleichterte, einander zum Zwecke der Kopulation zu finden (Günther, Illig). Die beiden Geschlechtern eigenen Drüsen (vgl. Freiling!) erfuhren dann eine Weiterbildung in den verschiedensten Körperteilen, vorwiegend bei den ja gewöhnlich in der Aufwärtsentwicklung vorauseilenden männlichen Tieren, erhielten für ihre Aufgabe besonders spezialisierte cuticulare Bildungen in Gestalt umgeformter Haare und Schuppen und wurden mit verschiedenen Schutzorganen ausgestattet, welche einen Schluß auf die Wichtigkeit dieser Duftorgane zulassen. Ferner dürfte das Sekret ursprünglich den Duft der Nährpflanze besessen haben; *Picris napi* L. duftet wie der Saft mancher Cruciferen, *Acherontia atropos* L. wie Solanum tuberosum usw. (Illig). Daß diese Düfte (Blüten-, Obstdüfte) ursprünglich für die Lepidopteren Lustdüfte waren, welche ihnen die Nahrungsquelle anzeigten, macht es verständlich, daß auch die sexuellen Lustdüfte ganz ähnliche Qualitäten im Interesse der Arterhaltung zu starker Wirkung steigerten. Sie behalten natürlich ihren Einfluß auf das Tier auch dann, wenn für dieses (wie *H. hecta* L. u. a.) als Imago sekundär Düfte im Interesse der Ernährung nicht mehr in Frage kommen, weil das geschlechtlich aktive Individuum nicht mehr frißt. Bei hoher Ausbildung der Duftorgane kann das Männchen das Aufsuchen des anderen Geschlechtes fast ganz dem Weibchen überlassen, indem es selbst nur dafür sorgt, daß der zum Lockduft gewordene Reizduft der Umgebung möglichst wirksam mitgeteilt wird (Balzflug von *Hepialus hecta* L., *Phassus Schamyl* Chr.). Im allgemeinen sind die Duftorgane sexuelle Reizorgane.

b) Duftorgane der weiblichen Lepidopteren. Auch den Weibchen der Schmetterlinge sind als Träger des Spezies-(Lock-)Duftes, welcher die Männchen oft aus weiter Entfernung herbeizieht, besondere Drüsen eigen, welche erst kürzlich durch Freiling (1909) bekannt geworden sind. Solche Duftorgane fand Freiling in beiden Geschlechtern auf dem Flügelfelde von *Adopaea lineola* O. und auf den Flügeladern bei *Aciptilia pentadactyla* L. und *Notris verbascella* H.; ausschließlich bei den Weibchen dagegen im Umkreise der äußeren Genitalien als umgewandelte Schuppen- oder Borstenkomplexe bei *Gonepteryx rhamni* L., *Euploea asela*, *Stilpnotia salicis* L., *Thaumetopoea pinivora* Tr.; in Gestalt von Hautduplikaturen zwischen dem achten und neunten Abdominalsegment: eine dorsale Duftfalte bei *Orgyia antiqua* L. und „Sacculi laterales" bei *Bombyx mori* L.

Da die „Androconien" (Männerschuppen) auch bei den Weibchen vorkommen (*Lycaena*, nach Köhler 1900), ist die bisher übliche Bezeichnung für sie nicht mehr aufrecht zu erhalten.

Auf den nahe der Vorderflügelwurzel gelegenen Duftflecken von *Adopaea lineola* O. stehen die Duftschuppen in relativ mächtigen Schuppenbälgen oder Alveolen so fest eingepflanzt, daß man sie mit einer Pinzette nicht unzerstört herausziehen kann. Unter den Alveolen liegen mächtige Drüsenzellen (Fig. 19) von rundlicher bis ovaler Gestalt, eng umfaßt von den Epidermzellen. Ihr chromatinreicher Kern ist groß, halbmond- oder hufeisenförmig und nimmt fast die Hälfte der ganzen Drüsenzelle ein. Nach der Zelloberfläche zu umschließt jeder Kern einen Hohlraum, der unter dem hohlen Schuppenstiel liegt und wahrschein-

lich den Duftstoff enthält. Da auch die umgebenden Epidermzellen vakuolisiert sind, beteiligen sie sich möglicherweise an der Bereitung des Duftstoffes. Innerviert sind diese Zellen nicht, werden aber mit Tracheen versorgt.

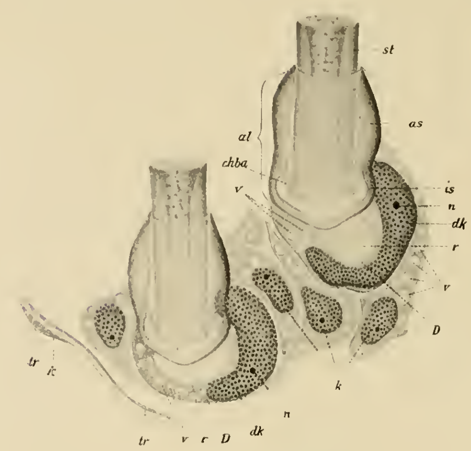


Fig. 19.

Zwei große Drüsenzellen von *Adopaea lineola* O. nebst zugehörigen Duftschuppenalveolen von der Fläche gesehen. Vergr. 1000 : 1. (Freiling 1909.)

st Schuppenstiel; *as* äußeres Chitinsäckchen der Alveole; *is* inneres Chitinsäckchen der Alveole; *n* Nucleolus; *dk* Duftdrüsenkern; *r* Sekretreservoir; *v* Vacuolen; *D* Drüsenzelle; *k* Kerne der Epidermzellen; *tr* Nebentrachee; *trk* Tracheenmatrixkern.



Fig. 20.

Duftschuppe der Ader II, 1 von der Unterseite des Hinterflügels von *Aciptilia pentadactyla* L. Vergr. 335 : 1. Freiling 1909.)

g Gang; *po* Poren; *chb* Chitinbalken; *h* Hohlraum; *st* Schuppenstiel.

Bei *Aciptilia pentadactyla* L. befindet sich das beiden Geschlechtern gemeinsame Duftorgan auf der Unterseite der zweiten Feder des Hinterflügels; die Duftschuppen haben Komma- oder Keulenform mit schwacher S-förmiger Biegung (Fig. 20) und sind ebenfalls fest eingefügt. Das engmaschige Gewebe der Schuppenachse steht durch Porenkanäle mit der Außenwelt in Verbindung. Die sackförmigen Drüsenzellen enthalten einen von der Fläche gesehen annähernd viereckigen Kern, und an jede Duftschuppenalveole tritt eine langgestreckte Sinneszelle mit langem Terminalschlauch heran (Fig. 21).

Das Duftbüschel des Weibchens von *Gonepteryx rhamni* L. liegt in der ventral tiefer eindringenden Intersegmentalfalte zwischen dem 7. und 8. Segment verborgen (Fig. 22). Zwischen den Duftschuppen stehen vereinzelt lange starre innervierte Chitinborsten. Die Duftschuppen haben die Gestalt einer langen schmalen Schaufel, die Drüsen sind einkernig, doch ist der Kern verzweigt. Die Entfaltung des Duftbüschels geschieht durch Blutdruck.

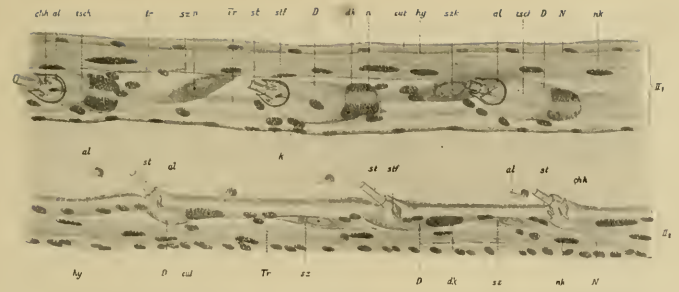


Fig. 21.

Teil der Adern II_1 und II_2 von *Aciptilia pentadactyla* L. (Hinterflügel) von der Fläche gesehen. Vergr. (Freiling 1909.)

chh Chitinhaken der Alveole (al); *tsch* Terminalschlauch, *tr* Nebentrachee; *sz* Sinneszelle; *n* Nucleolus; *Tr* Tracheenstamm; *st* Schuppenstiel; *stf* Endstiftchen des Terminalschlauches; *D* Drüsenzelle; *dk* Duftdrüsenkern; *cut* Cuticula; *hy* Epiderm; *szk* Sinneszellenkern; *N* Nerv; *nk* Neurilemmakern; *k* Kerne der Epidermzellen.

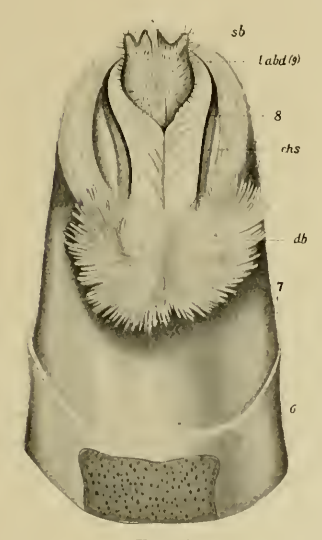


Fig. 22.

Die vier letzten Abdominalsegmente von *Gonepteryx rhamni* L. ♀ mit ausgestülptem Duftbüschel von der Ventralseite gesehen. Vergr. 17 : 1. (Freiling 1909.)

sb Sinnesborsten; *l. abd (9)* Laminae abdominales des 9. Abdominalsegmentes; *6—8* sechstes bis achtes Abdominalsegment; *chs* Chitinspangen; *db* Duftbüschel.



Fig. 23.

Weibchen von *Bombyx mori* L. mit ausgestülpten Sacculis lateralibus, Gr. 1:1. (Freiling 1909.)

sl Sacculi laterales.

Am höchsten vollendet erscheint das Duftorgan bei dem Weibchen von *Bombyx mori* L., bei welchem es in Gestalt der Sacculi laterales (Tichomirow) auftritt. Es besteht nach Freiling aus zwei seitlich von den Laminae abdominales ausstülpbaren, großen Säcken (Fig. 23), welche durch Blutdruck zum Vortreten gebracht und durch besondere Muskeln wieder zurückgezogen werden können. Die Wirkung ihres Duftes, der übrigens für menschliche Riechorgane nicht wahrnehmbar zu sein scheint, auf die Männchen wurde durch Versuche nach-

gewiesen. Die Sacculi bestehen aus einer mächtigen, vielfach gefalteten Drüsenepithelschicht und einer farblosen schwächeren Cuticula mit ziemlich regelmäßiger, paralleler Schichtung und dicht gestellten kleinen Chitinstacheln ihrer Oberfläche. Die Drüsenzellen sind langgestreckt, annähernd spindelförmig; ihr Kern ist groß und von fußsohlenartiger Gestalt. Sie sind reich an Vakuolen, welche sich dem Kern eng anschmiegen, der wohl hier sicher (wie auch bei vielen anderen Drüsenzellen) einen lebhaften Anteil an der Bildung des Sekretes nimmt. Das Sekret muß durch die Cuticula hindurch diffundieren.

B. Duftorgane anderer Insekten.

Bei anderen Insekten sind bisher nur wenige Duftorgane aufgefunden worden. W. Müller (1887) fand bei Trichopteren solche, deren eingehende Untersuchung indessen noch nicht erfolgt zu sein scheint. *Sericostoma personatum* Spence ♂ besitzt in seinen erweiterten Maxillartastern Haarbüschel, welche ausgespreizt „den Kopf wie einen Heiligenschein" umgeben und einen vanilleähnlichen Geruch ausströmen. Das die Dufthaare tragende Glied ist ungefähr löffelförmig und legt sich dem Kopf fest an, so daß ein dichter Verschluß entsteht, welcher die Verdunstung des Duftsekretes verhindert.

Über Duftorgane bei Coleopteren liegen nur ziemlich dürftige Angaben vor. Brandes (1889) spricht von einem solchen bei dem männlichen *Blaps mortisaga* L., welcher in der Medianlinie zwischen dem ersten und zweiten Abdominalsegment dem letzteren dicht angepreßte, analwärts gerichtete Haare besitze, die mit einem feinen distalen Porus ausgestattet seien, während der von ihnen umschlossene Hohlraum kleinste Tröpfchen einer ölartigen Substanz enthalte. Das Haarlumen sei der Ausführungsgang im Thorax gelegener Drüsen, welche einen halbkuglig in die Leibeshöhle vorspringenden, zottigen Körper bildeten, dessen Zotten (= beutelartigen Einstülpungen) die Drüsenzellen innen aufsäßen. Die langen Ausführungsgänge der Drüsenzellen verlaufen bündelweise im Inneren des Beutels.

Ähnliche Borstenflecke mit zugehörigem Drüsenkörper sind für *Dermestes* bekannt und liegen median am 3. und 4. Abdominalsegment. Hier sollen die Borsten erektil sein (Rousseau 1838). Der Drüsenkörper besteht nach Dufour aus zahlreichen Bläschen. — Auch von anderen Käfern wurden Borstenflecke beschrieben.

Schließlich sei noch der Duftapparat der Bienen kurz erwähnt. Die Drüse, welche das etwas scharf riechende Sekret liefert, besteht aus einer langen schmalen Einsenkung, in deren Grunde zahlreiche kleine ovale Drüsenzellen liegen und ihre Ausführungsgänge zu deren Wand entsenden. Das fragliche Organ gehört der Basis des 6. Abdominalsegmentes an. Die Bedeutung des von ihm produzierten Riechstoffes scheint darin zu bestehen, bei dem „fröhlichen Summen" („joyful hum", „Tüten") andere Bienen aufmerksam zu machen und anzulocken (Sladen 1902).

Über mutmaßliche Duftdrüsen von *Phyllodromia* siehe Stinkdrüsen der Orthopteren.

3. Wehrdrüsen.

Die Wehrdrüsen und Stinkdrüsen lassen sich nicht durch eine scharfe Grenze voneinander trennen. Ihre gesonderte Behandlung erfolgt hier ausschließlich im Interesse größerer Übersichtlichkeit.

a) Lepidoptera. Die Liparidenlarven besitzen zwei kleine dorsale Erhebungen des 9. und 10. Körpersegmentes, die meist lebhaft gefärbten ovalen oder kreisrunden sogenannten Trichterwarzen, welche eine mediane Vertiefung in Gestalt einer trichterförmigen Einstülpung in die Leibeshöhle aufweisen, die auf Reiz als abgestumpfter Kegel ausgestülpt werden kann. Man deutet sie als Trutzorgane. Der Warzenwall (Fig. 24) wird allein vom Epiderm und seiner Cuticula aufgebaut, ebenso der Warzensack. Der ausgestülpte Warzensack wird durch besondere Muskeln zurückgezogen, während seine Ausstülpung durch eingepreßtes Blut bewirkt wird. Von den drei Riesenzellen jederseits

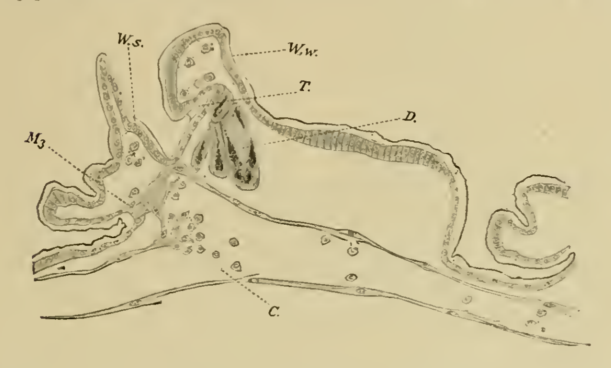


Fig. 24.
Lymantria dispar L., Sagittalschnitt durch das Warzensegment; die Riesenzellen sind nur angeschnitten. Vergr. 78 : 1. (Klatt 1908.)
M_3 Muskeln; *Ws* Warzensack; *Ww* Warzenwall; *T* Tasche; *D* Drüsenorgan; *C* Herz.

am Grunde des Warzensackes kommt nur die innerste größte als sezernierendes Organ in Frage. Dieser in ihrer Form nach den Arten wechselnden Drüsenzelle schließen sich eine Zelle mit intracellulärem Lumen (Schaltzelle) sowie eine Zelle mit intracellulärem, von Chitin ausgekleidetem Kanal an (Kanalzelle). Das Lumen der Schaltzelle hat die Bedeutung eines Reservoirs für das Sekret der Drüsenzelle; seine großen Divertikel machen es bei *Euproctis* und *Porthesia* fähig, eine große Sekretmasse aufzuspeichern. — Die Drüsenorgane sind phylogenetisch von den Häutungsdrüsen (siehe diese) abzuleiten. Nach Verson (1890) sind bei *Bombyx mori* L. je zwei dorsale und ventrale Häutungsdrüsen in jedem Thorakalsegment entwickelt; bei den Lipariden sind nur die ventralen übrig geblieben und können in manchen Fällen ebenfalls fehlen (*Orgyia, Euproctis*). — „Wahrscheinlich sind die Verhältnisse bei den Lipariden infolge der ganz gewaltigen Überproduktion von Sekret in den Warzensegmenten derart verändert, daß in den übrigen Segmenten die Häutungsdrüsen ruhig eine Reduktion erfahren oder ganz verkümmern

können, ohne daß der Häutungsprozeß deswegen weniger glatt von statten geht" (Klatt 1908).

Die Raupen der Prozessionsspinner (*Thaumetopoea*) besitzen Haare, welche, in die Haut des Menschen oder anderer Tiere eindringend, zur Ursache der Urticaria endemica werden. „Das Wesen dieser Krankheit besteht in einem Hautausschlage, bei welchem sich teils Papeln, teils Quaddeln bilden, von denen bald die eine, bald die andere Form mehr zutage tritt, und die sich über den ganzen Körper verbreiten können" (Laudon 1891). Eingeatmet können die Haare zu Erkrankungen der Atemwege führen. Die in Frage kommenden kurzen Haare stehen auf der Dorsalseite jedes der acht letzten Segmente, wo sie von zwei vorspringenden beweglichen Falten der Haut begrenzt die sog. Spiegel bilden. Wenn man die Raupe reizt, weichen die beiden Hautfalten auseinander, der Spiegel tritt hervor und seine Länge erreicht fast die Hälfte der Segmentlänge. Jeder der beiden Wülste, welche den Spiegel begrenzen, trägt zehn Bündel symmetrisch gruppierter Borsten, welche verschieden orientiert und einem Chitinrahmen der Haut fest eingepflanzt sind. Sie tragen zahlreiche auf- und auswärts gekrümmte Widerhäkchen und besitzen einen Achsenkanal, welcher mit einer epidermalen Drüsenzelle in Verbindung steht. Außerdem besitzen diese Raupen noch viel kleinere und zahlreichere Brennhaare, welche auf dem Spiegel stehen und kleinsten mit Widerhaken ausgestatteten Pfeilen verglichen werden können; ihr zentraler Kanal erscheint leer oder mit Tropfen einer körnchenhaltigen Flüssigkeit und kleinen Luftblasen gefüllt. An seinem freien Ende ist der Kanal geschlossen, steht aber andererseits basal mit den epidermalen Drüsen des Spiegels in Verbindung, welche durch Bindegewebe voneinander und durch eine Grenzlamelle von den darunter liegenden Geweben gesondert werden und wie die Härchen in sehr großer Anzahl entwickelt sind (5000 nach Keller). Diese kleinen Haare des Spiegels fallen leicht ab und nehmen etwas von der nesselnden Substanz in ihrem Hohlraum mit. Die Spiegel werden natürlich bei jeder Häutung erneuert, und damit wird der Verlust an Brennhaaren stets wieder ersetzt (Beille 1896). Vorstehende Angaben beziehen sich auf *Thaumetopoea pityocampa* Schiff.

Hierzu sei übrigens bemerkt, daß die Angaben der Autoren über die Brennhaare einander teilweise widersprechen. Nach Laudon (1891) handelt es sich bei dem Kiefernprozessionsspinner nicht um Widerhäkchen, sondern um Seitenästchen, welche nach oben und außen gerichtet sind und deren Hohlraum mit dem Innenraum des Haares kommuniziert; auch seien präformierte Öffnungen an den Haaren vorhanden. Der wirksame Stoff, welcher in den Drüsen produziert wird und den die Brennhaare enthalten, wäre nach Will Ameisensäure, nach Goossens und Girard dagegen Cantharidin, während v. Siebold keinen giftigen Inhalt der Härchen annehmen zu müssen glaubt. Es ist indessen am wahrscheinlichsten, daß sowohl eine mechanische Wirkung durch die Haare, als auch eine chemische Wirkung durch das Sekret der Hautdrüsenzellen in Betracht kommt.

Eigentümliche ausstülpbare Schläuche besitzt die Raupe von *Dicranura vinula* L. in den gabelförmigen Fortsätzen des Hinterleibsendes. Sie werden auf Reiz durch Blutdruck ausgestülpt und stellen einen von zarter, mit Wärzchen besetzter Chitincuticula ausgekleideten Schlauch aus großen Zellen (? D.) dar (Claus 1862). Ferner besitzt die Raupe einen großen Drüsensack, welcher ventral mit einem Querschlitz aus-

mündet. Das widerlich riechende Sekret kann weit fortgespritzt werden und reagiert intensiv sauer (vgl. die Bauchdrüsen der Lepidopterenraupen!).

b. Coleoptera. Die Larve von *Chrysomela populi* L. läßt gereizt ein weißliches Sekret von intensivem Bittermandelölgeruch durch die Haut austreten, welches in Tropfenform jederseits auf neun hintereinander stehenden schwarzen Papillen der Rückenfläche erscheint, um bald wieder zurückzutreten. Zwei Papillen gehören dem Meso- und Metathorax an, die sieben kleineren den sieben Abdominalsegmenten. — Ähnliche Bildungen mit anders riechendem Sekret kommen auch anderen Chrysomelidenlarven zu. Bei *Chrysomela populi* L. enthält das Sekret salizylige Säure (Taschenberg)[1] und besteht aus verschieden großen, fettartig glänzenden Kugeln, welche einer homogenen farblosen Flüssigkeit eingelagert sind. Es erfüllt das Lumen eines in und unter der Papille gelegenen Sackes, dessen Hals durch Muskeln vorgestülpt und zurückgezogen werden kann. Am Grunde des Sackes sitzen 12—45, große gekernte Drüsenzellen, in welche vom Chitin des Drüsensackes her kleine geschlängelte Kanälchen mit erweiterter Mündung eintreten (Fig. 25). Diese Kanäle münden an der Wand des Drüsensackes in je einem umwallten Porus aus (Claus 1862).



Fig. 25.
Seitendrüsen der Larve von *Chrysomela populi* L. Vergr. 90:1. (Claus 1862.) Die Papille mit der Drüse von innen gesehen (nach Entfernung des Fettkörpers).
a Innenraum der Papille; *b* Drüsensack; *c* Drüsenzellen; *d* Tracheen.

4. Wachsdrüsen.

Die Wachsdrüsen der Insekten sind in allen bekannten Fällen umgebildete Zellen des Epiderms, also Hautdrüsen. Die Wachsproduktion ist ziemlich verbreitet und findet sich bei verschiedenen Ordnungen (Hymenoptera, Rhynchota, Odonata, Lepidoptera). Da es sich bei den wachsausscheidenden Arten vorwiegend um Tiere handelt, welche von vegetabilischen Stoffen leben, lag die Auffassung nahe, daß die Insekten ihr Wachs aus pflanzlichen Materialien gewinnen. Indessen erhielt schon Dujardin (1849) diese Substanz von den Deckflügeln des Rückenschwimmers (*Notonecta glauca* L.) und wies den reifartigen Überzug des Bauches von *Gerris lacustris* L. als Wachs nach. Wie diese Hemipteren sind auch die Odonaten reine Fleischfresser, und der blaue Reif, welcher eine größere Anzahl männlicher Libellen auszeichnet und erst einige Zeit nach dem Beginn des imaginalen Lebens auftritt, ist ebenfalls eine Wachsausscheidung. Woher sie stammt und warum sie nur den Männchen eigen ist, wurde nicht ermittelt. Jedenfalls lehren diese Beispiele,

[1]) Nach Candèze Blausäure (Scholz 1907).

daß auch rein karnivore Insekten Wachs zu produzieren vermögen, die Natur des Wachses als rein tierische Ausscheidung kennen, welche keineswegs direkt dem Pflanzenreiche entnommen sein muß.

Die Produktion von Wachs ist bei den Rhynchoten sehr verbreitet und findet sich auch bei Wasserwanzen, deren Körper es möglicherweise vor der Benetzung mit Wasser schützt. Unter den Fulgoriden sind die Gattungen *Flata* und *Lystra* durch den Besitz von Wachsausscheidungen ausgezeichnet.

Bei den Gattungen *Schizoneura*, *Pemphigus* und *Chermes* nimmt das Wachs die Form einer aus zahlreichen Fäden gebildeten Wolle an, welche den Körper schützend bekleidet. Die Wachsdrüsen liegen dorsal und seitlich am Kopf, Thorax und Abdomen. Am Abdomen stehen auf jedem Segment sechs Wülste in einer Querreihe; jede Warze ist von einem rundlichen Chitinring umgeben; das von ihm umschlossene Feld erscheint durch Verdickungen seiner Cuticula hexagonal oder polygonal gefeldert, und jedes Feldchen ist von Poren für die austretende Wachsmasse durchbohrt. An der Innenfläche der gefelderten Cuticula liegt eine Schicht schlauchförmiger Drüsenzellen, welche mit halsartig verengtem Abschnitt unter dem Chitin beginnen und kolbig oder kuglig aufgetrieben enden; sie sind die Produzenten des Wachses. Bei den Cocciden fehlen gefelderte Warzen (Claus 1867).



Fig. 26.
Orthezia cataphracta Shaw ♀. Vergr. ca. 24 : 1.
(List 1887.)

Besonders mächtig und auffallend gebildet ist der Wachsmantel bei *Orthezia*, bei welcher er aus einzelnen Wachsplatten von blendend weißer Farbe aufgebaut wird (Fig. 26). Hinsichtlich des feineren Baues dieses Stäbchenpanzers sei auf die Darstellung von List (1887) verwiesen. Das Wachs tritt aus hohlen Borsten an die Oberfläche des Körpers und stammt aus einzelligen kolbenförmigen Drüsen des Epiderms.

Nach Witlaczil (1882, 1885) dienen bei Aphiden und Psylliden die flockigen Wachsfäden zur Umhüllung des Kotes, was nach P. Mayer

(1892) auch für *Coccus cacti* L. zutrifft. Die Exkremente treten in flüssiger Form aus dem After aus, und der Tropfen wird von dem Wachs solange umgeben, bis seine flüssigen Bestandteile verdunstet sind. Die Wachsdrüsen sind in der Umgebung des Afters besonders reichlich entwickelt. Bei *Coccus cacti* L. sind die Wachshaare abgestumpfte Kegel, welche mit einem dünnen Chitinring der Haut aufsitzen und keine Öffnung zum Austritt des Wachses besitzen. Auch die sogenannten Wachsporen sind geschlossen (P. Mayer 1892 gegen Claus). Das Wachs („Coccerin") muß also in beiden Fällen durch das Chitin hindurchtreten. Dieser sowie eine ganze Reihe anderer Fälle sprechen für die vielbestrittene Durchlässigkeit des Chitins für flüssige Substanzen. Die flaschenförmigen Wachsdrüsen liegen unter den „Poren" gewöhnlich in einer Gruppe von fünf Zellen und bilden mit ihren verschmolzenen Hälsen einen gemeinsamen kurzen Ausführgang. — Außer den Wachsfäden finden sich bei den Cocciden wohl allgemein lange zähe Fäden, welche aus „Klebdrüsen" (P. Mayer) stammen. Sie unterscheiden sich von den Wachsdrüsen durch den großen Sekretballen, den ihr durch diesen aufgetriebenes Plasma umgibt. In dem langen Halse jeder dieser Zellen ist ein langes, ziemlich feines Chitinrohr entwickelt. Die zugehörigen Poren sind bei den Männchen sehr zahlreich und unregelmäßig zerstreut, bei den Weibchen treten einer oder zwei mit einer Anzahl von Wachsporen zu einer Gruppe zusammen (P. Mayer 1892).

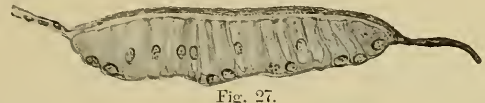


Fig. 27.
Ein Drüsenfeld von *Mindarus abietinus* Koch. Vergr. 500 : 1. (Nüsslin 1900.)

Bei der Schizoneuridengattung *Mindarus* ♀ fand Nüßlin (1900) im vierten Entwicklungsstadium an zwei seitlichen, auf der Ventralfläche des 5. und 6. Segmentes gelegenen Stellen aus hochzylindrischen Zellen bestehende, große, unregelmäßig rundlich ovale Drüsenfelder (Fig. 27), deren jedes von einem der dorsoventralen Muskeln, die zwischen dem 5. und 6. Segment verlaufen, durchbohrt wird. Die Drüsen sind einzellig, und jede der hohen Zylinder- oder Schlauchzellen grenzt sich scharf von den Nachbarzellen durch ihre Außenwand ab, an welche sich nach innen ein homogener Wandbelag anschließt, der einen zentralen Zylinder von weniger dichter Substanz umgibt. Der Kern liegt gewöhnlich basal. Die drei- bis sechseckig gefelderte, dicke und dunkel gefärbte Cuticula ist von äußerst feinen Poren durchsetzt, durch welche die Wachsmasse gleichsam hindurchfiltriert wird, wobei jeder Zelle (und zwar dem Umfang ihres peripherischen Wandbelages) ein Wachsfaden entspricht, deren jeder wieder aus feinen Elementarfäden zusammengesetzt ist. Wenn das Weibchen ein Ei abgelegt hat, reibt es seine Drüsenfelder an der Eischale so, daß ein Teil der Fäden abbricht und an der klebrigen äußersten Schalenschicht hängen bleibt. Das Wachs dient hier also (wie auch bei anderen Arten) zur Brutpflege. Die anfangs schwach konvexen Drüsenfelder können nach der Eiablage tief konkav erscheinen.

Nach Sulč (1910) sondert das erwachsene Weibchen von *Pseudococcus* (*Phenococcus*) *farinosus* de Geer gereizt am Kopf und auf der

Dorsalseite des Abdomens jederseits der Mittellinie zwischen dem 6. und 7. Segment einen gelben Tropfen ab, der an den Antennen usw. der angreifenden Insekten haften bleibt und sie verjagt. Die Untersuchung von Schnittserien lehrt, daß an den genannten Stellen Fissuren in Gestalt schmaler halbmondförmiger Spalten der Cuticula vorhanden sind, welche in die Leibeshöhle führen und durch einen besonderen Muskelapparat geöffnet und geschlossen werden können. Nach der mikroskopischen Prüfung soll der ausgeschiedene Tropfen aus zerfallenem Fettkörper bestehen, und in der Umgebung der Fissuren sollen nur gewöhnliche Fettkörperzellen liegen, welche zur Abwehr benutzt werden, wie Sulc meint, offenbar wegen ihrer Klebrigkeit, ihres Fettgehaltes und eventuell ihrer Fettester. Diese „adipopugnatorischen" Organe (keine Drüsen!) seien analog oder auch homolog den sogenannten Zuckerröhrchen (Nektarien) der Aphiden, die ebenfalls Fettwehrorgane seien.

Bei den Aphiden tritt eine klebrige (Wachs-)Masse aus den sog. Nektarien oder Honigröhren aus, welche zu einem Paare auf dem Rücken des 5. Abdominalsegmentes stehen und ihren Namen der irrtümlichen Ansicht verdanken, daß von ihnen der „Honigthau" ausgeschieden werde, der jedoch in Wirklichkeit aus dem After austritt (flüssiger, zuckerhaltiger Kot, Blattlaushonig). Büsgen (1891) meint, daß die flüssige, an der Luft erstarrende Wachsmasse der Nektarien das Produkt zweier an der Basis der Honigröhrchen gelegenen Wachsdrüsen sei, deren Existenz indessen von anderen Autoren geleugnet wird (Flögel 1905 für *Aphis ribis* L., Sulč 1910 u. a.). Die wasserhelle Substanz nimmt bei dem Erstarren kristallinische Struktur an; mit ihrer Hilfe wehren sich die Blattläuse, wenn auch nicht mit durchgreifendem Erfolg, gegen ihre Feinde (*Chrysopa-*, *Hemerobius-*, Coccinelliden-Larven und deren Imagines, Syrphiden-Larven), indem sie ihnen das flüssige Wachs auf den Vorderkörper oder die Mundteile schmieren und damit den Verfolger vorübergehend entwaffnen. Den Ichneumoniden gegenüber erweist sich dieses Mittel als ganz unwirksam (Büsgen 1891, Horvath 1904). Übrigens sind die Honigröhren an ihrem Ende mit einer Ventilklappe ausgestattet, und unter ihrer Basis liegt im Abdomen ein zu gewissen Zeiten deutlich erkennbarer rundlicher Hohlraum, in welchem die durch die Klappe austretende Substanz bereit gehalten wird (Flögel 1905, auf dessen genauere Angaben hier verwiesen sei).

Wachsdrüsen der Apiden. Das Wachs der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) wird an den vier letzten Abdominalsegmenten ausgeschieden. An jedem Segment ist ein vorderer, schwach chitinisierter, vollständig glatter Teil zu unterscheiden, welcher von dicken Leisten eingefaßt ist und durch einen in seiner Mitte verlaufenden Streifen in eine rechte und linke Hälfte zerlegt wird. An diesen ventral gelegenen Wachsplatten (Curlet 1891) oder Spiegeln (Cowan 1891, Dreyling 1903) tritt das Wachs hervor (Fig. 28). Der behaarte Abschnitt einer Ventralplatte deckt stets den Spiegel der darauf folgenden. Von dem nach hinten mit scharfer Kante auslaufenden, behaarten Teile löst sich im vorderen Drittel ein zartes Chitinhäutchen ab und setzt sich an das Vorderende des nachfolgenden, ihm gegenüberliegenden Spiegels an; so wird eine kleine, nur nach hinten offene Tasche gebildet (Dreyling 1905). — Die Wachsproduzenten sind Drüsen, welche den Spiegeln innen aufliegen und zugleich deren Matrix darstellen. Die den Spiegeln aufliegenden Wachsplättchen wiederholen genau die Form und Größe der Spiegel und sind da konvex, wo diese konkav sind. Die Spiegel bilden gleichsam

die Form für die Sekretmasse, deren Prägung die darüberliegende Segmentpartie übernimmt (Dreyling 1903). Die Wachsdrüsen sind spezialisierte Zellen des Epiderms (Fig. 29), welche zwischen dem 15. und 25. Lebenstage der jungen Bienen funktionsfähig werden. Nach Dreylings Untersuchungen bleibt ihre Größe nicht konstant, sondern ändert sich mit zunehmendem Alter und wohl auch mit der gesteigerten Tätigkeit des Individuums im Stock. Ihre Höhe erreicht das Maximum zur Zeit der ausgiebigsten Wachserzeugung. Bei alten Bienen degenerieren die Wachsdrüsen (Fig. 29, 5. 6). — Das zunächst flüssige Wachs tritt durch sehr feine Porenkanäle des Spiegelchitins an die Oberfläche, deren 35—50 über jeder Drüsenzelle liegen. Die Hohlräume zwischen den einzelnen Drüsenzellen enthalten nicht (wie Dreyling annahm) das ausgeschiedene Sekret, sondern sind Lufträume, welche mit Tracheen in Verbindung stehen. Die Wachsproduktion dürfte mit einer starken Oxydation verbunden sein (Arnhart 1906). — Bei der Königin und der Drohne sind eigentliche Spiegel nicht ausgebildet.

Bei den Meliponen findet die Wachsausscheidung nur auf der Rückenseite statt, namentlich an den vier letzten Segmenten, ohne daß deutlich ausgeprägte Spiegel vorhanden wären. Die dorsalen Wachsdrüsen sind den ventralen der Honigbiene sehr ähnlich, die Wachsplättchen stets paarig. — Die *Trigona*-Arten tragen ihre Wachsdrüsen gleichfalls dorsal am 2.—6. Segment. — Bei den Hummeln (*Bombus*) wird das Wachs an der dorsalen und ventralen Seite des Abdomens mit Ausnahme des ersten an allen Segmenten abgeschieden. Die Wachsmassen finden sich nicht nur zwischen den Segmenten, son-

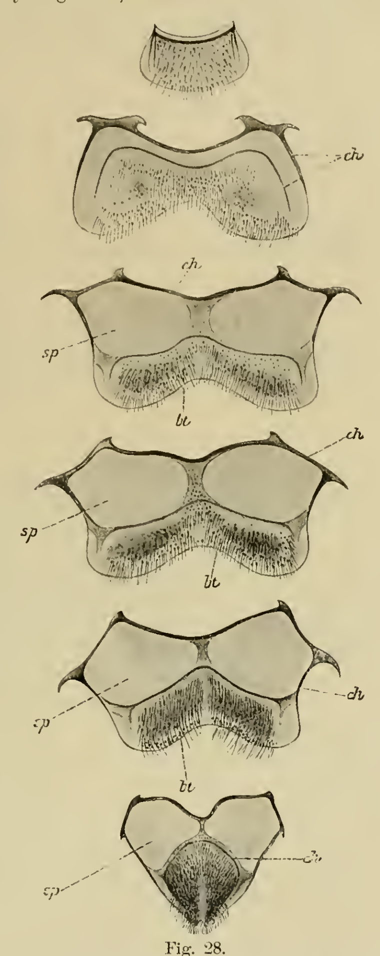


Fig. 28.
Die 6 Abdominalsegmente von *Apis mellifica* L. isoliert und von der Ventralseite gesehen. *sp* Spiegel, *ch* deren Chitinrahmen; *bt* behaarte Teile. (L. Dreyling 1903.)

dern liegen auch noch den behaarten Teilen auf. Hier ist auch die Königin zur Wachsproduktion befähigt. — Auch von solitären Bienen ist die Wachsbereitung bekannt (Dreyling 1905).

Über die Hautdrüsen der Cimbicidenlarven s. unter reflektorische Blutung! — Drüsen der Haftorgane s. Hafthaare.

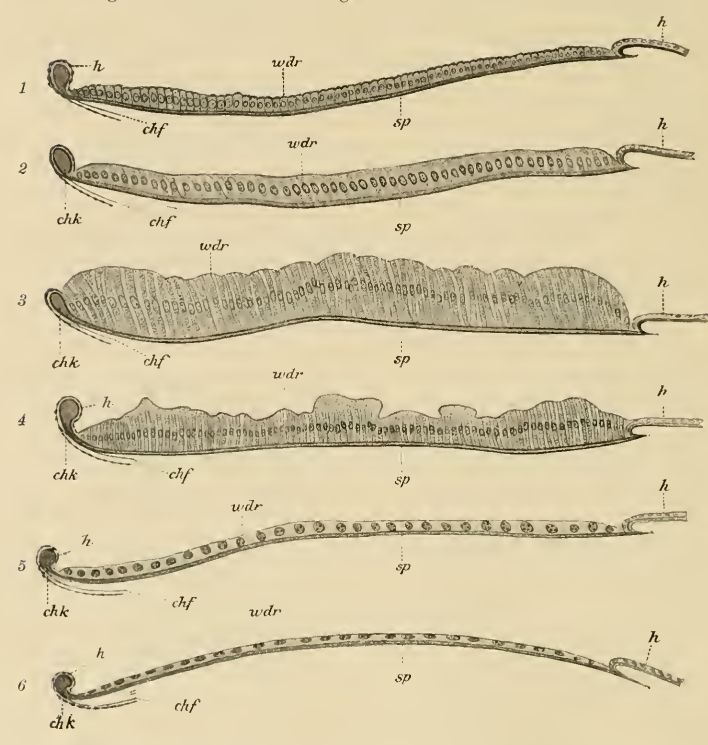


Fig. 29.

Sagittalschnitte durch je einen Spiegel mit aufliegender Wachsdrüse von verschiedenen Altersstufen der Bienen. Vergr. 78:1. (Dreyling 1905.)

1 In der Entwicklung begriffene Wachsdrüse einer jungen Biene; *2* Weiter entwickelte Wachsdrüse; *3* Wachsdrüse auf der Höhe der Entwicklung; *4* Wachsdrüse in allmählicher Abnahme ihrer Tätigkeit, *5* in starker Rückbildung, *6* im Zustande stärkster Degeneration. — *h* Epiderm; *chf* Chitinfortsatz; *wdr* Wachsdrüsen; *sp* Spiegel; *chk* Chitinknoten.

5. Tarsale Spinndrüsen der Embiiden (Fig. 30).

Das erste Tarsalglied der Vorderbeine von *Embia ramburi* Rimsky-Kors. und *solieri* Ramb. trägt an der Sohlenfläche außer den gewöhnlichen etwas längere und stärkere Haare, welche die Ausführungsgänge von Spinndrüsen enthalten, die an der Haarspitze ausmünden. Die Spinndrüsen füllen den

ganzen Innenraum des Gliedes aus und sind ungefähr in vier Etagen geordnet. Jede Drüsenzelle enthält einen großen Sekretraum, in welchem sich der Spinnstoff befindet. Die Zellen liegen entweder dicht beieinander (*E. ramburi* Rimsky-Kors.) oder sind durch das Spinnsekret, welches aus ihnen in die Interzellularräume gelangt ist (? D.), voneinander getrennt (*E. solieri* Ramb.). Rimsky-Korsakow (1905) faßt entgegen anderen Autoren, welche von einer mehrzelligen Drüse sprechen, jede Drüse als eine große mehrkernige Zelle auf; der ganze Spinnapparat des ersten Tarsalgliedes würde dann einen Komplex einzelliger Drüsen darstellen (Fig. 31). In dem Sekretraum jeder Drüse beginnt ein chitinöser Ausführungsgang mit einer eigenartigen Ampulle, einer Erweiterung des Rohres selbst, die vier große ovale, mit dem Sekretraum kommunizierende Öffnungen und mehrere Ausläufer in Form von Fäden aufweist (Rimsky-Korsakow 1905). In einer späteren (1910) Mitteilung wendet sich Rimsky-Korsakow gegen Enderlein's Auffassung, daß die Öffnung der Spinndrüsen sich an der Unterlippe befinde. — Es sei bemerkt, daß Spinndrüsen bei Imagines außer den Embiiden nur noch den Copeognathen zukommen, bei welchen nach Ribaga (1902) von zwei Paaren Kopfdrüsen das eine Paar als Spinn-, das andere als Speicheldrüse entwickelt ist.

Fig. 30.
Embia mauritanica Luc., vergr. (nach Lucas aus Claus-Grobben 1905.)

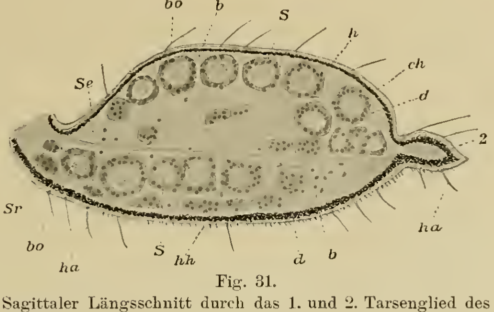


Fig. 31.
Sagittaler Längsschnitt durch das 1. und 2. Tarsenglied des Vorderbeins einer erwachsenen Larve von *Embia ramburi* Rimsky-Kors. Vergr. (Rimsky-Korsakow 1905.)
ch Chitin; *h* stark pigmentiertes Epiderm; *d* Drüsen; *sr* Sekretraum; *s* Sekret; *b* Blut; *se* Sehne; *2* das zweite Tarsenglied; *bo* gewöhnliche Borstenhaare; *ha* Haare mit dem Ausführungskanälchen; *hh* Häutungshaare.

6. Schaumdrüsen der Schaumcicaden.

Der Schaum („Kuckucksspeichel"), mit welchem sich die Jugendformen der Schaumcicaden umgeben, ist entgegen den Angaben Gruners (1901) nach Porta (1901) nicht der flüssige Darminhalt, sondern ein Drüsensekret. Bei der vom Schaum sorgfältig gereinigten „Larve tritt das fragliche Sekret zuerst am Rücken auf und verteilt sich dann infolge seiner Klebrigkeit über den ganzen Körper. Wenn das Insekt mit Flüssigkeit bedeckt ist, beginnt die Herstellung des Schaumes. Das Tier hebt die Spitze des Abdomens aus der Flüssigkeit heraus und öffnet zwei Fortsätze des 9. Segmentes, mit deren Hilfe unter entsprechender Bewegung des Abdomens die Flüssigkeit mit Luftblasen durchsetzt wird. Mittels des letzten Abdominalsegmentes und der Beine wird der Schaum über den ganzen Körper verteilt. Die Chitin-

schicht des Rückens läßt an mehreren Tergiten kleine runde Öffnungen erkennen, welche unregelmäßig verstreut sind. Unter diesen liegen kleine einzellige Drüsen (Batellische Drüsen, 1891), die bei ihrer großen Anzahl fast eine kontinuierliche Drüsenschicht bilden. Um jeden Ausführungsgang gruppieren sich 6, 5 oder weniger Zellen, welche das zur Herstellung des Schaumes verwendete Sekret in Gestalt von Tafeln (Guilbeau 1908) liefern. — Diese Angaben widersprechen durchaus den Resultaten der Untersuchung des gleichen Objektes durch Gruner (1901). Doch besteht nach Guilbeau der Schaum aus einem Gemisch des Sekretes der Batelli'schen Drüsen mit einer klaren, aus dem After austretenden Flüssigkeit.

7. Die Gilsonschen Drüsen und Bauchdrüsen.

Interessante epidermale Drüsenorgane sind die von Gilson bei den Trichopterenlarven entdeckten und von Henseval (1895) genauer untersuchten Gilsonschen Drüsen, welche an den drei beintragenden Thoraxsegmenten liegen und medioventral ausmünden. Die prothorakale ist voluminös und in zwei Lappen geteilt, welche den Darm von der Ventralseite her halb umgreifen und deren jeder sich aus etwa zehn Tubuli aufbaut. Diese vereinigen sich miteinander und bilden schließlich drei stärkere Gänge, welche in den gemeinsamen Endkanal einmünden. Der Endkanal der rechten und linken Seite umgreifen die Nervenkette und fließen zu einem unpaaren Reservoir zusammen, welches an der bezeichneten Stelle durch Vermittelung eines 1 mm langen, vorragenden Röhrchens mündet. — Die metathorakale Drüse ist erheblich schwächer entwickelt, übrigens aber wesentlich von dem gleichen Bau wie die vordere; ihr fehlt das Reservoir, und die Mündung ist ein enger Porus ohne Röhrchen. — Am schwächsten ist die metathorakale Drüse ausgebildet, welche von der mesothorakalen weniger verschieden ist als diese von der prothorakalen.

Bei *Limnophilus flavicornis* L. ist nur die prothorakale als einfache tubulöse Drüse entwickelt, die übrigen fehlen. — Der histiologische Bau aller drei Drüsen ist der gleiche, und es handelt sich um Einstülpungen des ektodermalen Hautepithels, welche mit einer Chitincuticula (Intima) ausgekleidet und von einer plattzelligen kleinkernigen „Tunica propria" (Grenzlamelle) umgeben sind. Eine eigene Muskelpleura fehlt durchaus. Sie werden vom 2., 3. und 4. Ganglion der Bauchkette aus mit Nerven versorgt.

Die Gilsonschen Drüsen sezernieren eine ölige Flüssigkeit in Form einer Emulsion, welche in absolutem Alkohol löslich ist. Henseval (1895) betrachtet sie als stark veränderte Nephridien und nicht als provisorische Larvenorgane, gestützt vornehmlich auf ihre metamere Anordnung und ihre Sonderung von den Coxen (daher nicht Coxaldrüsen); er vertritt ferner die Ansicht, daß die Stinkdrüsen der Wanzen und die Bauchdrüsen mancher Lepidopterenlarven ebenfalls als Gilsonsche Drüsen anzusehen seien.

Die Bauchdrüsen einiger Lepidopterenraupen wurden von C. Schaeffer (1889) untersucht. Bei *Hyponomeuta evonymella* L. stellt sich dieses Organ als ein Schlauch dar, welcher im Metathorax beginnend ventral nach vorn verläuft und am Vorderende des Prothorax auf einer mit zwei Retraktoren ausgestatteten konischen Ausstülpung der Bauch-

wand des Körpers ausmündet. Der Mündungskegel wendet sich schräg nach vorn und unten. Der reichlich von Tracheen umsponnene Schlauch ist von oben nach unten abgeplattet und verschmälert sich ziemlich plötzlich nach seinem blinden Ende zu, welches mit einer starken, kleine Borsten tragenden Cuticula ausgekleidet ist, die sich im basalen Abschnitte als dünne borstenlose Intima wiederfindet (Fig. 32). Die Zellen des basalen Abschnittes führen rundliche, die des distalen verzweigte Kerne; das Plasma der ersteren ist vakuolisiert, das der letzteren nicht. Bei ganz jungen Raupen ist noch keine Differenzierung in die beiden Abschnitte durchgeführt. Schaeffer schreibt dem Organ eine sekretorische Tätigkeit zu.

Bei *Dicranura vinula* L. liegt die Mündung der Drüse an derselben Stelle wie bei *H. evonymella* L. das Organ ist jedoch komplizierter gebaut und besteht aus 5 Schläuchen (einer mittleren Tasche und zwei Schläuchen jederseits der Tasche) [Poulton (1887), Schaeffer (1889)]. Die Tasche zeigt einen etwas anderen histiologischen Aufbau als die Schläuche; und Sekretballen, wie sie bei *Hyponomeuta* gefunden wurden, fehlen in beiden. Als Retraktoren dienen zahlreiche Muskeln, deren mehrere sich an jeden Schlauch ansetzen. Daß dieses Organ eine Säure produziert, ist allbekannt und von mehreren Autoren bestätigt worden. Nach Poulton handelt es sich um starke Ameisensäure. Während dieser Autor die mittlere Tasche für ein Reservoir hält, glaubt C. Schäffer sie als den drüsigen Teil auffassen zu müssen, die Schläuche dagegen als Reservoirs.



Fig. 32.
Längsschnitt durch die Bauchdrüse von *Hyponomeuta evonymella* L., vergr. (Schäffer 1889.) — *d* dorsal; *v* ventral.

Bei *Plusia gamma* L. hat der einfache Schlauch einen drüsigen und einen ausführenden Abschnitt; der letztere ist zugleich Reservoir. Schäffer betrachtet auch dieses Organ als Verteidigungsapparat, ohne den Austritt eines Sekretes auf Reize beobachtet zu haben.

Übrigens wurden die Bauchdrüsen auch bei anderen Raupen nachgewiesen (*Catocala*, *Melitaea* usf.).

8. Häutungsdrüsen.

Die Häutung der Insekten, d. h. das periodische Abwerfen und die Erneuerung der chitinösen Cuticula der Haut und ihrer Einstülpungen (wie Vorder- und Enddarm, Tracheen usw.) ist unzweifelhaft ein Prozeß, welcher ursprünglich durch das Wachstum der Tiere, welchem die Cuticula als Hautschicht ohne eigenes Leben nicht über die Grenze ihrer (oft großen) Dehnungsfähigkeit hinaus zu folgen vermochte, bedingt wurde. Daß gewisse und namentlich bei den Holometabolen recht tiefgreifende Veränderungn im Bau und in der Beschaffenheit des cuticularen

Überzuges Hand in Hand mit den Häutungen gehen, darf nicht so gedeutet werden, daß die Häutung notwendig wurde, um diese Veränderungen zu ermöglichen; vielmehr war die durch das Wachstum bedingte Häutung die Voraussetzung, unter welcher solche Umformungen nachträglich erst möglich wurden (vgl. Pantel 1898).

Die Cuticula wird durch die Epidermzellen gebildet, indem deren Oberflächenschicht sich in Chitin verwandelt. Plotnikow (1904) nennt diese zuerst auftretende, chitinogene Oberflächenschicht „plasmatische Schicht" und fand, daß sie zu dem Zeitpunkt, in welchem die Larven „erstarren", d. h. nicht mehr fressen und sich regungslos verhalten, gebildet wird. Sie hebt sich dann scharf von dem Epiderm ab (Fig. 33, c.) und zeigt bei stärkerer Färbbarkeit mit Haematoxylin die horizontale Schichtung und Andeutungen der senkrechten Streifung, welche die Cuticula charakterisieren. Nach der Auffassung Plotnikow's erleichtert diese Schicht die Bewegungen des bei der Häutung aktiven Epiderms unter der Cuticula; sie begünstigt eine Faltenbildung bei der Oberflächenvergrößerung der Haut, verhindert die Reibung bei dem Austreten der alten Cuticula aus den Tracheen, Drüsenausführgängen usw., eine Rolle, welche später zum Teil durch die Exuvialdrüsen übernommen wird.

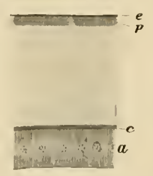


Fig. 33.
Ein Stück Rückenhaut der Larve von *Tenebrio molitor* L. im Anfang der Verpuppung. Vergr. (Plotnikow 1904.)
e äußere lichtbrechende Membran der Cuticula; *p* pigmentierte Cuticula; *c* die „plasmatische" Schicht; *a* Epiderm.

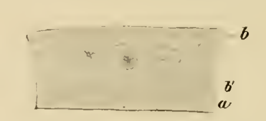


Fig. 34.
Kristalle oxalsauren Kalkes zwischen den beiden Cuticulae bei der zweiten Häutung von *Bombyx mori* L. Vergr. (Plotnikow 1904.)
a Epiderm; *b* alte, *b'* neue Cuticula.

Diese nach ihrem Entdecker auch Versonsche Drüsen genannten Hautzellen scheiden periodisch das Sekret aus, welches sich zur Zeit der Häutung zwischen der Cuticula und dem Epiderm ansammelt. Diese Drüsen verschwinden nach dem Larvenleben, daher die bei der Puppenhäutung entstehende Exuvialflüssigkeit auf andere Weise entstehen muß als bei den Larven.[1]) Nun bilden sich unter der Oberfläche der Epidermzellen zur Zeit der Häutung Vakuolen, deren Inhalt sich an der Lieferung der Exuvialflüssigkeit beteiligt, diese jedoch bei der Puppenhäutung allein liefert. Nach Verson (1891) besteht die Exuvialflüssigkeit (bei *Bombyx mori* L.) bis zur vierten Häutung aus gelösten oxalsauren Salzen, enthält dagegen bei der Häutung zur Puppe und zur Imago harnsaure Salze. (Ebenso verhält sich der Inhalt der Vasa malpighii in verschiedenen Lebensperioden.) Plotnikow fand keinen oxalsauren Kalk in den Versonschen Drüsen, wohl aber in der Exuvialflüssigkeit zwischen den beiden Cuticulae in Form von platten Kristallen mit abgerundeten Ecken und kleiner Drusen (Fig. 34). Da diese Kristalle zwischen den Cuticulae

[1]) In einer kürzlich erschienenen Arbeit (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 97, H. 3, 1911) betont dagegen Verson ausdrücklich, daß bei der Puppe von *Bombyx mori* L. die Exuvialflüssigkeit ebenfalls aus den Häutungsdrüsen stamme.

zu derselben Zeit auftreten, in welcher sie aus den V. malpighii verschwinden, meint Tichomirow (1895), daß die Exuvialflüssigkeit aus den Malpighischen Schläuchen stammen könne, indem sich deren Inhalt zwischen Darmepithel und -Intima ansammle und von hier aus zur Haut gelange. — Die Häutungsflüssigkeit enthält ferner einen teilweise den Exuvialdrüsen entstammenden Eiweißstoff. Noch vor dem Beginn der Neubildung der Cuticula tritt sie zwischen die plasmatische Schicht und das Epiderm und hebt die alte Cuticula ab. Der von der Flüssigkeit eingenommene Raum gibt den verschiedenen Cuticularbildungen (Härchen, Dornen usf.) Gelegenheit zur Ausbildung. Ferner dient die Häutungsflüssigkeit zur Erweichung und teilweisen Auflösung der alten Cuticula.

Bei den Lepidopterenlarven liegen zwei Paare von Exuvialdrüsen in jedem Thoraxsegment: ein oberes vor den Stigmen, ein unteres an der Basis der Extremitäten. Dagegen besitzt jedes Abdominalsegment nur ein Drüsenpaar, welches topographisch den oberen thorakalen Drüsen entspricht. Die schon bei der jungen Raupe vollzählig vorhandenen Exuvialdrüsen sind bei der erwachsenen Larve blattartige Organe, welche einwärts vom Epiderm in der Leibeshöhle liegen. Mit dem Wachstum des ganzen Tieres nehmen sie an Umfang zu (von 0,02—2 mm Plotnikow). Ihr funktionell wichtigster Teil ist die sezernierende Zelle; ihr schließen sich nach dem Epiderm zu zwei ausleitende Zellen an, welche den Ausführgang umschließen, der sich in einer der beiden Zellen stark verzweigt. Die cuticulare Auskleidung des Ganges geht direkt in die Cuticula über, die Gangzellen, deren Grenzen deutlich erkennbar sind, übertreffen an Größe die Deckzellen des Epiderms und besitzen einen großen verzweigten und gebogenen Kern (Fig. 35). Alle drei sind als umgebildete Deckzellen der Haut anzusehen (Nassonow 1903 nach Plotnikow 1904). Die sezernierende Zelle erscheint stark vakuolisiert, ihr Aussehen wechselt natürlich je nach ihrem Funktionszustande. Nach der Häutung verkleinert sich die sezernierende Zelle unter Verlust ihrer Vakuolen.

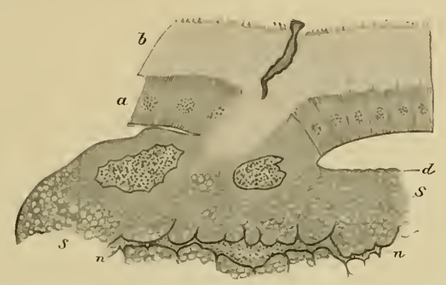


Fig. 35.
Exuvialdrüse eines der vorderen Abdominalsegmente von *Bombyx mori* L. bei der 4. Häutung. Vergr. (Plotnikow 1904.)
a Epiderm; *b* Cuticula; *s* sezernierende Zelle; *n* deren Kern; *d* Basalmembran.

Außer bei den Lepidopterenraupen wurden Exuvialdrüsen gefunden: bei der Larve von *Tenebrio molitor* L., bei Chrysomeliden- und Coccinellidenlarven, bei den Larven von Tenthrediniden, bei *Chrysopa* (Plotnikow 1904) und bei den Apterygoten (Philiptschenko 1907).

Bei den genannten pterygoten Insekten bestehen die Häutungsdrüsen nicht, wie bei den Raupen, aus drei, sondern nur aus zwei Zellen, deren eine sekretorisch tätig ist, deren andere den Ausführgang repräsen-

tiert. — Noch einfacher liegen die Verhältnisse bei den Collembolen, bei welchen die ausführenden Zellen vollständig fehlen. Die Häutungsdrüsenzellen liegen auch hier in streng segmentaler Anordnung. Bei *Neanura* und *Onychiurus* fehlen sie im Kopf und (wie bei allen Collembolen) an den beiden letzten Abdominalsegmenten; jedes Thoraxsegment trägt drei Paare: ein Paar im vorderen Abschnitt des Segmentes jederseits vom Herzen, ein zweites im mittleren Teile des Segmentes unter dem Ganglion und die Drüsen des dritten Paares im hinteren Abschnitt des Segmentes (Fig. 36). Im Prothorax fehlt das obere erste Drüsenpaar. Jedes Abdominalsegment mit Ausschluß des ersten und der beiden letzten besitzt drei Drüsen: zwei im vorderen Abschnitte jederseits vom Herzen, eine an der Ventralseite in der Nähe des hinteren Segmentrandes (welche dem ersten Abdominalsegment fehlt). Bei den Entomobryidae finden sich statt einer Drüse an der Basis jedes Beines und an der Ventralfläche jedes Abdominalsegmentes gewöhnlich deren mehrere ziemlich nahe beieinander. An Stelle der den Achorutiden fehlenden unteren Drüse des ersten Abdominalsegmentes sowie im zweiten bis vierten Abdominalsegment liegt hier hinter dem Ventraltubus eine ganze Gruppe kleiner Drüsenzellen. Bei den Sminthuriden verschwinden mit der Reduktion der beiden ersten Thorakalsegmente die oberen Drüsenpaare des Pro- und Mesothorax und ferner das mittlere (subgangliäre) Drüsenpaar des Metathorax. An der Basis jedes Beines befindet sich stets eine Drüse. An der unteren Fläche des ersten Abdominalsegmentes fehlt die Drüse, dagegen sind je zwei an der Ventralfläche der drei folgenden Segmente vorhanden. Die Entomobryidae und Sminthuridae besitzen auch am Kopf Exuvialdrüsen, und zwar an dessen vorderer oberer Fläche bei der Insertion der Antennen (meist drei Paare). — Im Gegensatz zu den pterygoten Insekten funktionieren hier die Exuvialdrüsen das ganze Leben hindurch (im Zusammenhang mit den hier an kein Lebensalter gebundenen Häutungen). Philiptschenko, 1907.

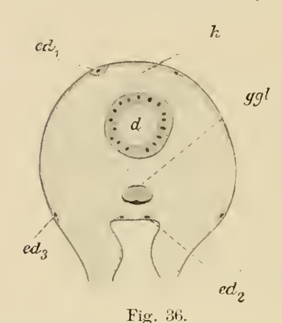


Fig. 36.
Anordnung der Exuvialdrüsen in den Thoraxsegmenten der Achorutidae, Schema. (Philiptschenko 1907.)
ed_1, ed_2, ed_3 1.—3. Exuvialdrüsenpaar; *ggl* Ganglion; *d* Darm; *h* Rückengefäß.

Man kann die drei Exuvialdrüsenformen unterscheiden als

1. Philiptschenko'sche Drüsen (einzellig),
2. Plotnikow'sche Drüsen (zweizellig),
3. Verson'sche Drüsen (dreizellig).

9. Hautdrüsen mit verschiedener, z. T. unbekannter Funktion.

Die in weiter Verbreitung bei den Insekten vorkommenden, großen Hautdrüsenzellen mit chitinösem Ausführgang können entweder vollständig voneinander gesondert bleiben und erscheinen dann kuglig oder birnenförmig, oder sie liegen mehr zusammengedrängt und platten sich an ihren Berührungsstellen gegenseitig ab; endlich können sie zu mehr

oder minder umfangreichen Paketen miteinander verbunden sein, wobei dann die Ausführungsgänge nicht mehr gesondert münden, sondern sich zu verschieden starken Stämmen miteinander vereinigen. Das gemeinsame Ausführungsrohr hat dann eine eigene Wand aus abgeplatteten Zellen und geringelter Chitinintima (wie die Tracheen).

Bei den Coleopteren sind die Hautdrüsen, welche aus isolierten oder zu Gruppen vereinigten Zellen bestehen, auf der Innenfläche der Haut verstreut und wurden von Leydig (1859) bei *Dytiscus* an den Tastern, am Kopf und Thorax, an den Beinen, Elytren und auch an den von den Flügeln bedeckten Rückenpartien aufgefunden. Bei den Hymenopteren haben sie scheinbar mehr die Tendenz, sich zu vereinigen, bilden aber noch zahlreiche Gruppen. Weniger zahlreich bei *Formica*, scheinen sie bei *Myrmica rubra* L. auf ihr Minimum reduziert zu sein (Janet 1898). Bei dem Weibchen dieser Ameise fand Janet acht Paare von Hautdrüsen (Fig. 37), über deren Lage und Beschaffenheit er eingehend Auskunft gibt. Die von Janet konstatierte alkalische Reaktion der Wohnkammern in den Ameisennestern führt der französische Autor auf die Sekrete der Hautdrüsen zurück, welche (mit Ausnahme der Giftdrüsen) alkalische Produkte sind. Durch die den Giftdrüsen entstammende Ameisensäure werden die Tiere selbst geschädigt und können unter ungünstigen Verhältnissen ihrer Wirkung erliegen. Diese wird nun durch die alkalischen Hautdrüsensekrete paralysiert, welche somit den Tieren Schutz gegen das Gift fremder Ameisen sowie gegen ihr eigenes gewähren.

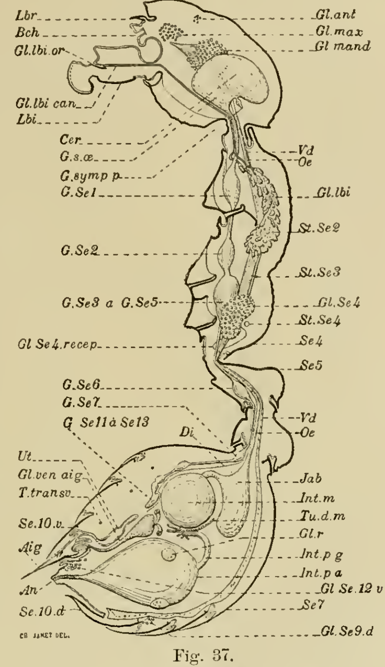


Fig. 37.

Längsschnitt durch *Myrmica rubra* L. (Arbeiter) zur Demonstration der Hautdrüsen. (Janet 1898.)

Lbr Labrum; *Bch* Mund; *Gl. lbi. or* Mündung der Labialdrüse, *Gl. lbi. can* deren Ausführgang; *Lbi* Labium; *Cer* Gehirn; *G. s. œ* Unterschlundganglion: *G. symp. p* Ganglien des paarigen Visceralnervensystems; *G. Se 1—13* Ganglien der Bauchkette; *Gl. Se 4 recep* Receptacnlum der Drüse des 4. Segmentes; *Di* Diaphragma; *Ut* Uterus; *Gl. ven aig* Stachelgiftdrüse; *T. transv.* querer Tracheenstamm; *Se 1—13* (*v* ventral, *d* dorsal) metacephale Segmente; *Aig* Stachel; *An* After; *Gl. Se 9 d* Dorsaldrüse des 9. Segmentes; *Gl. Se 12 v* Ventraldrüse des 12. Segmentes; *Int. p. a* Rectalampulle; *Int. p g* Dünndarm; *Gl. r* Rectaldrüse; *Tu. d. m* Vasa Malpighii; *Int. m* Mitteldarm; *Jab* Kropf; *Oe* Oesophagus; *Vd* Rückengefäß; *St. Se 4* drittes Spiraculum (dos 4. Segmentes); *Gl. Se 4* Drüse des 4. Segmentes; *St. Se 3* Spiraculum des 3. Segmentes; *St. Se 2* des 2. Segmentes; *Gl. lbi* Labialdrüse; *Gl. mand, Gl. max, Gl. ant* Mandibel-, Maxillen- nnd Antennendrüse.

Die am Thoraxende gelegene Drüse (vgl. Fig. 37 u. 38) entleert ihr Sekret in einen weiten Hohlraum, welcher stets mit Luft gefüllt ist; das Sekret dürfte also nur in geringen Mengen ausgeschieden werden und schnell verschwinden. Janet kommt zu der Auffassung, daß vielleicht der Nestgeruch, welcher es der Ameise ermöglicht, ihre Gefährten aus demselben Bau zu erkennen, ein Produkt dieser Drüse sei.

Die Dytisciden (*Dytiscus, Acilius*) lassen (bisweilen zu gleicher Zeit) zwei Flüssigkeiten von verschiedener Beschaffenheit austreten: die eine ist milchig und erscheint immer zwischen dem Kopf und der Dorsalregion des Prothorax, die andere gelblich und tritt an der Grenze zwischen Meso- und Metathorax zutage. Diese Sekrete stammen nach Plateau (1876) nicht aus einer lokalisierten vielzelligen Drüse, sondern aus einer großen Anzahl einzelner Hautdrüsen. Die milchige Flüssigkeit ist weder giftig, noch kann sie als sexuelles Anziehungsmittel dienen, weil sie weder leuchtet, noch stark riecht und in Wasser unlöslich ist. Sie dient weder als Verteidigungsmittel noch zur Einfettung des Körpers und ist vom Blute verschieden. Ihre Bedeutung bleibt rätselhaft. — Die Sekrete, welche zwischen dem Meso- und Metathorax austreten, betrachtet Plateau als Produkte solcher Hautdrüsen, welche die Aufgabe haben, mittels ihrer Ausscheidungen namentlich die Hautflächen zu schmieren, welche einer Reibung ausgesetzt sind. — Nach Holste (1910) wird der milchähnliche Saft im ganzen Prothorax überall da produziert, wo zwischen den Muskeln und der Chitindecke Lücke bleiben. Vom Sternum erstrecken sich die Drüsen am Vorderrande des Segmentes jederseits in die Höhe bis an den Rückenschild, wo sie alle Spalten ausfüllen. Ihre Hauptmasse lagert quer unter dem Vorderrande des Rückenschildes, und hier liegt auch jederseits ein großer Drüsensack, in dem das Sekret aufgespeichert wird. Der Drüsensack besitzt einen Ausführungsgang am vorderen umgeschlagenen Rande des Rückenschildes.

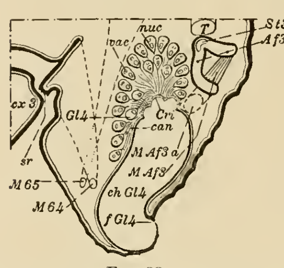


Fig. 38.
Sagittalschnitt durch die am 4. Segment gelegene Drüse des Arbeiters von *Myrmica rubra* L. (Nach Janet 1898.)

Ch Gl 4 lufthaltige Kammer, in deren Grunde *Cri* („Cribellum") die Drüsenporen; *f Gl 4* Öffnung der Luftkammer; *Gl 4* Drüsenzellen; *M Af 3* Musculns adductor des Verschlußapparates des 3. Spiraculums *St 3*; *M Af 3a* dessen Antagonist; *Af 3* Verschlußapparat des 3. Spiraculums; *M 61, 65* Muskeln *vac* Vacuolen; *nuc* Kerne, *can* Ausführungsgänge der Drüsenzellen.

Ein merkwürdiges und wiederholt, jedoch erst in neuester Zeit sehr eingehend von P. Schulze (1910 nach dem Manuskript[1]) untersuchtes Drüsenorgan ist die Nackengabel (Osmeterium) der Papilionidenraupen. Die nachstehenden Angaben beziehen sich hauptsächlich auf *Papilio machaon* L.

Beunruhigte Tiere strecken aus dem ersten Thorakaltergit zwei schlauchförmige, orangegelb oder rot (tropische Formen) gefärbte Hauteinstülpungen hervor, welche einen stark aromatischen Geruch verbreiten. Die Basis des eingestülpten Organs ist in zahlreiche Falten gelegt; beide Schläuche liegen der dorsalen Körperwand genähert

[1]) Erscheint in Zool. Jahrb. Morph. Bd. 32 (1911).

jederseits des Darmes und erreichen etwa die Mitte des dritten Segmentes, wo sich an ihr blindes Ende ein Retraktor ansetzt, der sie jedoch nicht völlig in die Leibeshöhle zurückzuziehen vermag; vielmehr wird die Basis durch zahlreiche besondere Muskelbündelchen eingestülpt. Die Ausstülpung geschieht durch Druck der Leibeshöhlenflüssigkeit. Die Schläuche werden je durch zwei voneinander getrennte verhältnismäßig starke Nerven versorgt, welche unverzweigt längs des Retraktors verlaufen und an jedem Teilbündel des Retraktors kurz vor dessen Ansatz an den Schlauch mit einer Polplatte enden; sie scheinen rein motorisch zu sein und keine Zweige an die Drüse selbst abzugeben.

Das Epithel besteht in der größten Ausdehnung des Schlauches aus großen, flachen, rundlich polyedrischen Zellen, welche im Leben mit größeren und kleineren Kügelchen angefüllt sind und auch andere Einschlüsse enthalten können. Die Cuticula dieses Epiderms (Intima des Schlauches) bildet über jeder Zelle einen mächtigen, rundlichen Chitinsockel, auf welchem sich sekundäre Erhebungen in mehrere fingerförmige starre Spitzen ausziehen; die Zwischenräume zwischen diesen Sockeln bestehen aus dünnem, schwach gewelltem Chitin. Hier finden sich bei *P. machaon* L. gelbe Kristalle, die sich als ein Carotin erwiesen haben.

Dicht hinter der gemeinsamen Basis der Schläuche besitzt deren jeder eine Anschwellung, welche bei erwachsenen Raupen ungefähr ein Viertel des ganzen Schlauches einnimmt: den Hauptdrüsenkomplex („ellipsoide Drüse", Schulze). Seine Zellen gleichen in der Form ungefähr den Leberzellen der Wirbeltiere. An ihrer Oberfläche gehen sie ohne Grenzen ineinander über, ihre Kerne sind groß. — Die sämtlichen Zellen des Schlauches liegen einer kerneführenden Grenzlamelle auf, zwischen deren beiden Lamellen die Tracheen des Organs zu enden scheinen.

Das Sekret ist sauer, von starkem, kaum unangenehmem Geruch und nicht widerwärtigem, etwas beißendem Geschmack (Karsten). Bei *Parnassius* fehlt jedoch jeder noch wahrnehmbare Geruch (Schulze). Das Sekret wird von allen Schlauchzellen produziert, wobei sich der Kern in interessanter Weise beteiligt (Näheres siehe Schulze!).

Da diese Drüse während der Puppenperiode verschwindet und nicht neu gebildet wird, haben wir in ihr ein provisorisches Larvenorgan vor uns, welches Schulze in geschickter und einleuchtender Weise von den aus Dornen hervorgegangenen, fleischigen Zapfen des ersten Segmentes verwandter Raupen ableitet.

Man hat früher allgemein, jedoch, wie oft in ähnlichen Fällen, mit recht mangelhafter Begründung die Nackengabel als Abwehrorgan gegen Feinde angesehen. Die Beobachtung hat indessen gelehrt, daß sie die Ichneumoniden durchaus nicht abschreckt, ebenso wenig Vögel. Schulze konstatierte, daß die Raupen von Eidechsen gefressen werden, ohne durch die Nackengabel einen rettenden Erfolg zu erzielen; er bringt mit allem Vorbehalt dieses Organ mit der Tatsache in Verbindung, daß die es besitzenden Raupen vorwiegend giftige und aromatische Stoffe aufnehmen, welche möglicherweise von der Drüse ausgeschieden und zur Verdunstung gebracht würden.

Guenée (1867) fand bei der Raupe von *Lycaena boëtica* L. am 11. Segment etwas hinter und unter dem letzten Stigmenpaar zwei den Stigmen ähnliche Öffnungen, aus welchen das beunruhigte Tier je einen eigentümlichen Körper ausstülpen kann, welchen der genannte Autor ganz passend

mit einem Polypen vergleicht, der seine verzweigten Tentakeln ausgestreckt hat. In der Mitte des 10. Segmentes befindet sich eine ausstülpbare halbkuglige Blase, welche eine Flüssigkeit austreten läßt. Diese fadenziehende Substanz dürfte zuckerhaltig sein und wird regelmäßig von Ameisen aufgesogen (Näheres bei Thomann 1901). Thomann faßt die paarigen Organe des vorletzten Segmentes, die wie die mittlere Drüse auch anderen Lycaenidenraupen eigen sind (*L. argus* L., *dorylas* Hb.) als Duftorgane auf, deren Sekret auf die Ameisen anziehend wirke.

Übrigens sei hier auf die kürzlich durch Krüger (1910) genauer untersuchten „Myrmecophilendrüsen“ von *Claviger testaceus* Preissl. aufmerksam gemacht.

Unter den Malacodermata (Coleoptera) finden wir bei *Malachius bipustulatus* L., *Anthoncomus equestris* Fabr. und *Ebaeus thoracicus* Fabr, an den Seiten des Pro- und Mesothorax und auf der Mitte des Abdomens orangegelbe fleischige Warzen, welche vorgestülpt werden können (Laboulbène) und deren vordere drei-, deren mittlere zweiästig erscheinen. Die vier ausstülpbaren Säcke von *Malachius aeneus* L. liegen symmetrisch auf den Seitenflächen des Körpers, das vordere Paar zwischen Kopf und Prothorax, das hintere Paar hinter den Pleuralstücken des Metathorax zwischen diesem und dem ersten Abdominalsegment (Liegel 1874). Die birnenförmigen Drüsenzellen sind zwischen die Deckzellen der Schläuche eingestreut, an den Spitzen der Ausläufer am stärksten gehäuft. Ihr chitinöser Ausführgang verläuft gewunden intracellulär und mündet mit deutlichem Porus auf der Cuticula aus. Diese (Intima) ist dick, regelmäßig gefaltet und (mit Ausschluß der Äste) mit kleinen haarigen Höckerchen besät. Die Ausstülpung geschieht durch Blutdruck, die Einziehung durch Muskeln. Über die Natur des Sekretes ist nichts Sicheres ermittelt (Klemensiewicz 1882).

Harrison (1906) fand bei *Stylopyga orientalis* L. ein Drüsenpaar, das beiden Geschlechtern zukommt und im 6. Abdominalsegment durch eine unpaare Öffnung mündet. Da die Ausmündung ventral zwischen dem 6. und 7. Sternit stattfindet, kann man diese Organe als Sternaldrüsen bezeichnen (im Gegensatz zu den Stinkdrüsen). Sie bestehen aus zwei longitudinal verlaufenden Säcken, welche durch eine Querbrücke miteinander verbunden sind. Die drüsigen Epithelzellen, welchen eine chitinöse Intima aufliegt, enthalten ein bis zum Kern reichendes Ausführungsröhrchen. Die Bedeutung ihres Sekretes ist unbekannt.

Philiptschenko (1907) fand bei *Orchesella rufescens* Tulb. subepidermale Drüsenzellen, welche die Hautzellen an Größe erheblich übertreffen und in der Regel zu Gruppen angeordnet sind, indem sie einschichtige Plättchen bilden; solche finden sich an der Dorsalseite aller Abdominal- und Thorakalsegmente mit Ausnahme des Prothorax. Im Meso- und Metathorax verbreiten sie sich häufig auch auf die lateralen Oberflächen des Segmentes. Auch im Kopfe liegen hintereinander dorsal zwei Anhäufungen dieser Zellen. Ihre Anzahl nimmt mit dem Alter des Tieres zu, indem sie sich amitotisch teilen, wobei zunächst eine Teilung der Kernkörperchen stattfindet. Die physiologische Bedeutung dieser Zellen bleibt rätselhaft. Morphologisch glaubt Philiptschenko sie mit den Oenocyten der höheren Insekten in Zusammenhang bringen zu dürfen. Genetisch sind sie integumentaler Natur (vgl. Oenocyten).

Hinsichtlich der Stirndrüsen der Termitensoldaten sei auf die Mitteilungen von Bugnion (1910) verwiesen.

Das Grabersche Organ.

Graber (1878) fand bei einer Fliegenlarve in der Medianlinie des Rückens hinter dem Ende des Rückengefäßes und unmittelbar hinter der Grenzfurche zwischen dem 9. und 10. Segment ein vom Integument vollkommen abgesondertes Organ in Gestalt einer hellen, 0,3 mm langen, birnenförmigen Blase, deren freier Kopf nach vorn gewendet ist, während sich ihr Hinterende in ein enges Rohr verlängert. Das Rohr und seine blasige Enderweiterung verhalten sich histiologisch wie eine Drüsenbildung und besitzen eine Tunica propria und chitinöse Intima. In der Chitinkapsel der Blase liegen schwarze Körper in Form hohler Chitinbildungen mit z. T. höckeriger Oberfläche, die nach Art eines Spritzfläschchens in einen dünnen hohlen Stiel übergehen und deren im ganzen acht entwickelt sind (vier hintereinender gelegene Paare). Die beiden ersten Körper hängen wie Beeren an ihren Stielen an der etwas eingestülpten Decke. Der Raum, in welchem sie sich befinden, ist nach hinten vom übrigen Blasenlumen (unvollständig, Lécaillon 1906) abgeschlossen durch eine quere Scheidewand. Das zweite Paar der gestielten Körper ist von einem besonderen „Hautsack" (Binnenblase) umschlossen, an dem sie ebenso hängen, wie die beiden ersten in ihrer Kammer. Die Binnenblase setzt sich mit halsartiger Einschnürung in die folgende Blasenabteilung fort. Der dem zweiten wesentlich gleiche dritte Binnensack umschließt zwei Paare gestielter Körper. Während das erste Paar von einer, das zweite von zwei Hüllen umgeben ist, besitzen das dritte und vierte Paar drei Hüllen. Ein dünner und ein dicker Nerv, deren ersterer am Kopf der Blase eine dicke ganglienartige Anschwellung bildet, sowie Muskeln treten an das Organ heran. — Graber betrachtet diesen Apparat unter Vorbehalt als Gehörorgan. — In etwas abweichender Beschaffenheit fand Henneguy (1904) das Grabersche Organ bei anderen (ebenfalls unbestimmten) Dipterenlarven wieder und vermutet in ihm ein chordotonales Organ. — Nach Lécaillon (1905) existiert dieses Organ bei allen Larven von *Tabanus quatuornotatus* Meig. schon bei dem Ausschlüpfen aus dem Ei, entwickelt sich aber mit dem Wachstum des Tieres noch weiter. Die voneinander abweichenden Befunde Graber's und Henneguy's erklären sich daraus, daß ersterer alte, letzterer junge Tiere untersucht hat. Im Gegensatz zu Graber fand Lécaillon, daß die gestielten Körper nicht immer regelmäßig paarig angeordnet liegen, sondern oft in einer Reihe im Endgange des Organs angetroffen werden, in welchem sich auch bisweilen nur eine unpaare Anzahl vorfindet, woraus sich ergebe, daß diese Körper nach außen entleert werden können. Der französische Forscher sieht vielmehr Drüsen- als Sinnesorgane in den fraglichen Bildungen und fand später (1906) zur Bestätigung dieser Auffassung, daß der Gang in der Medianlinie des vorletzten Segmentes ausmündet und daß die schwarzen Körper ausgestoßen und wiedergebildet werden. — Schließlich untersuchte Paoli (1908) dieses Organ bei einer *Tabanus*-Larve, bei welcher es im 8. Abdominalsegment liegt. Die Anzahl der mit Flüssigkeit gefüllten, in einer Reihe gelegenen Chitinkapseln nimmt mit dem Alter des Tieres zu und wächst bis auf sieben, doch ist nur die vordere jüngste und zugleich größte in Funktion. Jede Kapsel umschließt ein Paar spröder hohler Chitinkugeln, die je an einem Stiele suspendiert sind. Die Ausmündung findet an der Grenze zwischen dem 8. und 9. Segmente statt. Paoli führt das eigentümliche Knistern, welches

die Larve hören läßt, auf die Tätigkeit des Graberschen Organs zurück und schreibt den beiden Tracheenstämmen, die es umfassen, die Wirkung von Resonatoren zu.

Literaturverzeichnis.

Anthony, J. The markings on the Battledore Scales of some of the Lepidoptera. Monthly Microsc. Journ. Vol. 7. London 1872.

— Structure of Battledore-Scales. Ibid.

Arnhard, L. Die Zwischenräume zwischen den Wachsdrüsenzellen der Honigbiene. Zool. Anz. Bd. 30. 1906.

— Sekundäre Geschlechtscharaktere von *Acherontia atropos*. Verh. K. K. Zool. bot. Ges. Wien. Bd. 29. 1879

Aubé, C. Note sur une sécrétion fétide *d'Eumolpus pretiosus*. Ann. Soc. Ent. Fr. Bull. 1837. Bd. 6.

Aurivillius, Ch. Über sekundäre Geschlechtscharaktere nordischer Tagfalter. Bihang till Kongl. Svenska Vetenskabs-Akademiens Handlingar. Bd. 5. Stockholm 1878—1880.

Baer, M. Über Bau und Farben der Flügelschuppen bei Tagfaltern. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 65. 1899.

Baylei, J. S. Über die Haarbüschel der nordamerikanischen *Catocala procumbens* Stett. entom. Zeitschr. Bd. 43.

— Femoral tufts or pencils of hair in certain Catocalae. Papilio Bd. 2. 1882. — Stett. Ent. Ztg. Bd. 48. 1882.

Barrett, C. G. Odour emitted by the male of *Hepialus hectus*. Ent. Monthly Mag. Vol. 19. 1882.

— Singular habit of *Hepialus hectus*. Ent. Monthly Mag. Vol. 23.

— Scent of the male *Hepialus humuli*. Ent. Monthly Mag. Ser. 2. Vol. 3, 1892.

Batelli, A. Di una particolarità nell' integumento dell'*Aphrophora spumaria*. Monitore Zool. ital. Anno 2 1891.

Becquerel, H. et Ch. Brogniart, La matière verte des Phyllies, Orthoptères de la famille des Phasmides. C. R. Acad. d. Sc. Paris. T. 118. 1894.

Beille, L. Étude anatomique de l'appareil urticant des Chenilles processionnaires du Pin maritime (*Cnethocampa pityocampa*). C. R. Soc. Biol. 1896. Sér. 10. 3e Supplément.

Bemmelen, J. F. van. Über die Entwicklung der Farben und Adern auf den Schmetterlingsflügeln. Tijdschr. der Nederland. Dierkundige Vereeniging Ser. 2. 1889.

Bernard-Deschamps. Recherches microscopiques sur l'organisation des aîles des Lépidoptères. Ann. Sc. nat. Sér. 2. T. 3. 1835.

— Recherches microscopiques sur l'organisation des élytres des Coléoptères. Ann. Sc. nat. Sér. 3, T. 3. 1845.

Bertkau, Ph. Duftapparat an Schmetterlingsbeinen. Entom. Nachr. 1879.

— Ergänzung (Duftvorrichtungen bei Lepidopteren). Entom. Nachr. 1880.

— Über den Stinkapparat von *Lacon murinus* L. Arch. für Naturg. Bd. 48. 1882.

— Über den Duftapparat von *Hepialus hecta* L. Arch. f. Naturg. Bd. 48. 1882. — Biol. Centralbl. Bd. 2. 1882.

— Entomolog. Miscellen. 1. Über Duftvorrichtungen einiger Schmetterlinge. Verh. der Naturhist. Ver. d. preuß. Rheinlande und Westfalen. Bd. 41. 1884.

— Duftapparate heimischer Lepidopteren. Verh. der Naturhist. Ver. preuß. Rheinlande. Bd. 44. 1887.

Biedermann, W. Die Schillerfarben bei Insekten und Vögeln. Denkschr. Med. nat. Ges. Jena. Bd. 11. Festschrift Haeckel. 1904.

Bisson, E., e A. Verson. Cellule glandulari ipostigmatiche nel *Bombyx mori*. Publicazioni della stazione zool. di Padova 1891.

Bono, de. Sull' umore segregato della *Timarcha pimelioides* Schaeffer, Ricerche sperimentali. Il Natural. siciliano, Anno 8. 1888—1889

Bordas, L. Les glandes défensives ou odorantes des Blattes. C. R. Vol. 132. 1901.

Borgert, H. Die Hautdrüsen der Tracheaten. Jena 1891.

Brandes, G. Über Duftapparate bei Käfern. Stuttgart. — Zeitschr. f. Naturwissenschaften. Bd. 72. H. 3. 1899.
Breslau, E. Das Wachs und die Organe der Wachsbereitung bei der Honigbiene. Cosmos, Stuttgart. Bd. 4. 1907.
Bugnion, E., Le Termite noir de Ceylan, *Eutermes monoceros* Koen. Ann. Soc. Ent. France. Vol. 78. 1910.
— et Popoff, N. Le Termite à latex de Ceylan *Coptotermes travians* Haviland. Mém. Soc. Zool. France, 23e Année. — 1910.
— — Les glandes cirières de *Flata* (*Phromnia*) *marginella*. Fulgorelle portelaine des Indes et de Ceylan. Bull. soc. Vaud. Sc. nat. (5) Vol. 43.
Büsgen, M. Der Honigtau. Biologische Studien an Pflanzen und Pflanzenläusen. Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 25. 1891.
Carius, L. Annal. der Chemie und Pharmacie T. 114.
Carlet, G. Sur les organes sécréteurs et la sécrétion de la cire chez l'Abeille. C. R. Acad. d. Sc. Paris T. 110. 1890.
— La cire et ses organes sécréteurs. Le Naturaliste 1891.
Chatin, J. Sur l'origine et la formation du revêtement chitineux chez les larves des Libellules. C. R. Acad. d. Sc. Paris 1892.
— Observations histologiques sur les adoptions fonctionnelles de la cellule épidermique chez les Insectes. C. R. Acad. d. Sc. 1895. Bd. 120.
— La cellule épidermique des Insectes; son paraplasma et son noyau. C. R. Acad. d. Sc. Paris 1895. Bd. 120.
Cholodkowsky, N. Entomol. Miscellen V. Über Spritzapparate der Cimbicidenlarven. Horae Soc. Ent. Rossicae Vol. 30. 1897.
— Über das Bluten der Cimbicidenlarven. Ebenda.
Claus. C. Über die Seitendrüsen der Larven von *Chrysomela populi*. Z. f. wiss. Zool. Bd. 11. 1862.
— Über Schutzwaffen der Raupe des Gabelschwanzes. Würzburger Naturw. Zeitschr. Bd. 3. 1862. 14. Sitzung.
— Über die wachsbereitenden Hautdrüsen der Insekten. Sitzungsber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturw. zu Marburg 1867. Nr. 8.
Combes, P. Les glandes à parfum des Lépidoptères. Le Cosmos N. S. T. 53. 1904.
Coste, F. H. P. Contributions to the chemistry of Insect colours. The Entomologist Vol. 23—24. — Nature Vol. 45. 1890/91.
— On Insect colours. Nature Vol. 45.
Cuénot, L. Sur la saignée réflexe et les moyens de défense de quelques Insectes. Arch. zool. expér. Sér. 3. Vol. 4. 1896.
— Le sang de *Meloë* et le rôle de la cantharidine dans la biologie des Coléoptères vésicants. Bull. Soc. Zool. France. T. 15. 1890.
— Le rejet de sang comme moyen de défense chez quelques Coléoptères. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 118. 1894.
— Le rejet de sang comme moyen de défense chez quelques Sauterelles. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 122. 1896.
Dahl, F. Die Fußdrüse der Insekten. Arch. micr. Anat. Bd. 25. 1885.
Dalla Torre, K. v. Die Duftapparate der Schmetterlinge. Cosmos Bd. 17. 1885.
Deegener, P. Das Duftorgan von *Hepialus hecta* L. Zeit. f. wiss. Zool. Bd. 71. 1902.
— Das Duftorgan von *Phassus Schamyl* Chr. 1. Anatom.-histolog. Teil. Zeit. f. wiss. Zool. Bd. 78. 1905.
Denham, Ch. S. The acid secretion of *Notodonta concinna*. Insect Life Vol. 1. 1888.
Dewitz, H. Wie ist es den Stubenfliegen und anderen Insekten möglich, an senkrechten Glaswänden emporzulaufen. Sitzungsber. Ges. naturf. Frde. Berlin 1882.
— Weitere Mitteilungen über den Kletterapparat der Insekten. Ebenda.
— Die Befestigung durch einen klebenden Schleim beim Springen gegen senkrechte Flächen. Zool. Anz. Bd. 6. 1883.
— Über die Fortbewegung der Tiere an senkrechten glatten Flächen vermittelst eines Sekretes. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol. Bd. 33. 1884. — Zool. Anz. Bd. 7. 1884.
— Über die Wirkung der Haftläppchen toter Fliegen. Entom. Nachr. 10. Jahrg. 1884.
— Weitere Mitteilungen über das Klettern der Insekten an glatten senkrechten Flächen. Zool. Anz. 8. Jahrg. 1885.

Dewitz, H. Richtigstellung der Behauptungen des Herrn Dahl. Arch. micr. Anat. Bd. 26. 1886.
— Wie klettern die Insekten an glatten Wänden. Entom. Nachr. 1884.
Dimmock, G. Organs probably defensive in function, in the larva of *Hyperchiria varia* Walk (*Saturnia io* Harris). Psyche Vol. 3. 1882.
— On some glands which open externally on Insects. Psyche Vol. 3. 1882.
Dreyer, A. Über die Form, Struktur, Entwicklung und Farben der Schuppen der Großschmetterlinge. Jahrb. St. Gall. nat. Ges. 1905, 1906.
Dreyling, L. Über die wachsbereitenden Organe der Honigbiene. Zool. Anz. Bd. 26. 1903
— Weitere Mitteilungen über die wachsbereitenden Organe der Honigbiene. Ebenda Bd. 27. 1904.
— Die wachsbereitenden Organe bei den gesellig lebenden Bienen. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 22. 1905.
— Beobachtungen über die wachsbereitenden Organe bei den Hummeln nebst Bemerkungen über die homologen Organe bei Trigonen. Zool. Anz. Bd. 29. 1905.
Dujardin, F. Mémoire sur l'étude microscopique de la cire, etc. Ann. Sc. Nat. Zool. T. 12. 1849.
Edwards, H. Fans on the feet of *Catocala*-Moths. Papilio Vol 2.
Emery, C. Fortbewegung von Tieren an senkrechten und überhängenden glatten Flächen. Biol. Centralbl. Bd. 4. 1884.
Enderlein, G. Die Klassifikation der Embiiden nebst morphologischen und physiologischen Bemerkungen besonders über das Spinnen derselben. Zool. Anz. Nr. 6. Bd. 35.
Fenn, C. Glandes on the Thorax of Certain Lepidoptera. Ent. Record Vol. 1. 1890.
Fischer, L. H. Mikroskopische Untersuchungen über die Käferschuppen. Isis Vol. 6. 1846.
Fügner, K. Duftapparat bei *Sphinx ligustri*. Entom. Nachr. 1880.
Gerstäcker, A. Über das Vorkommen von ausstülpbaren Hautanhängen am Hinterleibe von Schaben. Arch. f. Naturg. Bd. 27. 1861.
Gilson, G. The odoriferous apparatus of *Blaps mortisaga*. Rep. 58th meeting. Brit. Assoc. Adv. Sc. 1889.
— Les glandes odorifères du *Blaps mortisaga* et de quelques autres espèces. La Cellule T. 5. 1889.
— On segmentally disposed thoracic glands in the larvae of the Trichoptera. Journ. Linn. Soc. London T. 25. 1897.
Gissler, C. F. On the repugnatorial glands in *Cleodes*. Psyche Vol. 2.
— Odoriferous glands on the 5th abdominal segment in nymph of *Lachnus strobi*. Packards Report on Forest and Shade Tree Insects. 1890.
Goossens, M. Des chenilles urticantes. Ann. Soc. Ent. France. 6. Sér. T. 1. 1881.
— Des chenilles vésicantes. Ann. Soc. Ent. France. 6. Sér. T. 7. 1886.
Goureau. Mémoire sur l'irisation des aîles des Insectes. Ann. Soc. Ent. France 2. Sér. Vol. 1. 1843.
Griffiths, A. B. Recherches sur les couleurs de quelques Insectes. C. R. Acad. Sc. Paris Vol. 115. 1892.
Guenée, A. D'un organe particulier que présente une Chenille de *Lycaena*. Ann. Soc. Ent. de France. 4. Sér. 1867.
Guilbeau, B. H. The origin and formation of the froth in Spittle-Insects. Amer. Natural. Vol. 42. 1908.
Gulde, J. Die Dorsaldrüsen der Larven der Hemiptera heteroptera. Ber. Senckenberg nat. Ges. Frankfurt a. M. 1902.
Haase, E. Duftapparate indo-australischer Schmetterlinge. 1. Rhopalocera. Correspondenzblatt d. Entom. Vereins Isis zu Dresden Nr. 3. 1886.
— 2. Heterocera. Ebenda Nr. 4. 1887.
— 3. Nachtrag und Übersicht. Ebenda Nr. 5. 1888.
— Der Duftapparat von *Acherontia*. Zeitschr. f. Entom. Breslau N. F. 1887.
— Dufteinrichtungen indischer Schmetterlinge. Zool. Anz. 1888.
— Stinkdrüsen der Orthopteren. Sitzungsber. Ges. nat. Frde. Berlin 1889.
— Über sexuelle Charaktere bei Schmetterlingen. Zeitschr. f. Entom. Neue Folge H. 9.
Hagen, H. A. On the color and pattern of Insects. Proc. Am. Acad. Arts V. 17.
Hall, C. G. Peculiar odor emitted by *Acherontia atropos*. Entomologist. London Vol. 16. 1889.

Harrison, Ruth M. Preliminary account of a New Organ in *Periplaneta orientalis*. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 50. 1906.
Hemmerling, H. Über die Hautfarbe der Insekten. Bonn 1878.
— Studien über die Hautfarbe bei Käfern und Schmetterlingen. Intern. Ent. Zeitschr. 2. Jahrg. Nr. 18. Guben 1908.
Henseval, M. Étude comparée des glandes de Gilson. Organes métamériques des larves d'Insectes. La Cellule T. 11. 1895.
Hoffmann, R. W. Über den Ventraltubus von *Tomocerus plumbens* L. und seine Beziehungen zu den großen unteren Kopfdrüsen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Collembolen. Zool. Anz. Bd. 28. 1905.
Hopkins, F. F. Uric acid derivatives functioning as pigments in Blutterflies. Proc. Chem. Soc. London 1889 — Nature Vol. 11. 1889.
— Pigment in yellow Butterflies. Nature Vol. 44. 1891.
— The pigments of the Pieridae. Proc. Roy. Soc. London Vol. 57. 1894.
Horvath, G. Sur les cornicules ou nectaires des Aphidiens. C. R. 6me Congr. internat. Zool. Berne. 1905.
Illig, K. G. Duftorgane der männlichen Schmetterlinge. Zoologica H. 38. 1902.
Izquierdo. Sobre los liquidos arrojados por los Insectos para defenderse de sus enemigos. Actes Soc. scient. Chili T. 5. 1896.
Jaeger. Über die Entdeckung von einer Bewegung in den Schuppen der Schmetterlingsflügel. Isis 1837.
Karsten, H. Bemerkungen über einige scharfe und brennende Absonderungen verschiedener Raupen. Arch. Anat. Physiol 1848.
Keferstein, A. Über die Tagschmetterlingsgattung *Colias*. Verh. der K. k. zool. bot. Ges. Wien Bd. 32. 1882.
Keller, C. Die brennenden Eigenschaften der Processionsraupen. Cosmos Bd. 13. 1883.
Kellogg, V. L. The taxonomic value of the scales of the Lepidoptera. Kans. Univ. Quar. Vol. 3. Nr. 1. 1894.
Kettelhoit, Th. De squamis Lepidopterorum. Bonnae 1860.
Kirby, W. Fans on the forelegs of *Catocala fraxini*. Papilio Vol. 2.
Klatt, B. Die Trichterwarzen der Liparidenlarven. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 27. 1908.
Klemensiewicz, S. Zur näheren Kenntnis der Hautdrüsen bei den Raupen und bei *Malachius*. Verh. der K. k. zool. bot. Ges. Wien Bd. 32. 1882.
Kleuker, F. Über endoskelettale Bildungen bei Insekten. Dissert. Göttingen 1883.
Köhler, Fr. Die Duftschuppen der Gattung *Lycaena* auf ihre Phylogenie hin untersucht. Zool. Jahrb. Bd. 13. 1900.
Krawkow, N. P. Über verschiedenartige Chitine. Zeitschr. Biol. Bd. 11. 1893.
Krauss, H. Die Duftdrüse der *Aphlebia bivittata* Brullé von Teneriffa. Zool. Anz. Bd. 13. 1890.
Krüger, E. Beiträge zur Anatomie und Biologie des *Claviger testaceus* Preyssl. Zeitschr. f. wiss. Zool. 95. Bd. 1910.
Krukenberg, C. Fr. W. Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Farbstoffe und der Farben. Heidelberg 1884.
Kulagin. Structure des glandes cutanées chez les chenilles du ver à soie impair. Ann. Inst. Agronom. Moscou. Année 3. Livre 1. 1897.
Kunckel d'Herculais, J. Recherches sur les organes de sécrétion chez les Insectes de l'ordre des Hémiptères. C. R. Acad. Sc. Paris T. 63. 1866. — Ann. Soc. Ent. France. Sér. 4. T. 7. 1867.
— La punaise de lit et ses appareils odoriférants. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 103. 1886. — Ann. Mag. Nat. Hist. (5) Vol. 18. 1886.
— Le criquet pélerin (*Schistocerca peregrina*) et ses changements de coloration. C. R. Acad. Sc. Paris T. 114. 1892. — Ann. Soc Ent. France T. 61. 1892.
— Étude comparée des appareils odorifiques dans les différentes groupes d'Hémiptères hétéroptères. C. R. Acad. Sc. Paris T. 120. 1895.
Laboulbène, A. Notes sur les caroncules thoraciques du *Malachius*. Ann. Soc. Ent. France. Sér. 3. T. 6. 1858.
Mac Lachlan, R. On the existence of scales on the wings of the Neuropterous genus *Isocelipteron* Costa. Ent. Monthly Mag. Vol. 22. 1886.
Latham, A. G. The causes of the metallic lustre of the scale on the wings of certain Moths. Proc. Lit. Philos. Soc. Manchester, Bd. 3. — Quart. Journ. micr. Sc. N. Ser. Vol. 4. 1864.
Laudon. Einige Bemerkungen über die Prozessionsraupen und die Ätiologie der Urticaria endemica. Arch. Path. Anat. Bd. 125. 1891.

Leidy, J. Odoriferous glands of Invertebrata. Proc. Acad. Philadelphia Vol. 4. 1849.
Lelièvre, E. Both sexes of *Thais polyxena* emit an odorous exhalation. Notes on exhalation from *Spilosoma fuliginosa*. Naturaliste, Juni 1880.
Liegel, H. Über den Ausstülpungsapparat von *Malachius* und verwandt. Formen. Inaugural-Dissert. Göttingen 1874.
Linden, M. v. Das rote Pigment der Vanessen, seine Entstehung und seine Bedeutung für den Stoffwechsel. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Vers. 13. 1903.
— Die gelben und die roten Farbstoffe der Vanessen. Biol. Centralbl. Bd. 23. 1903.
— Über den Einfluß der Sauerstoffentziehung während des Puppenlebens auf die Gestaltung der Schmetterlinge. C. R. 6me Congr. internat. Zool. Berne. 1905. — Mitteil. Schweiz. entom. Ges. Vol. 11. 1905.
— Recherches morphologiques, physiologiques et chimiques sur la matière colorante des Vanesses. Ann. Sc. Nat. Zool. (8) T. 20. 1905.
Lowne, B. On the so-called Suckers of *Dytiscus* and the Pulvilli of Insects. Trans. R. Micr. Soc. 1871.
Lutz. Das Bluten der Coccinelliden. Zool. Anz. 18. Jahrg. 1895.
Magretti. Del prodotto di secrezione particolare in alcuni Meloidi. Boll. scientif. Nr. 1. 1881.
Mayer, A. G. The development of the wing-scales and their pigment in Butterflies and Moths. Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. 29. 1896.
— On the color and color-patterns of Moths and Butterflies. Proc. Bost. Soc. Nat. Hist. Vol. 27. 1897.
Mayer, F. T. K. Staub der Schmetterlingsflügel. Allgem. Medizin. Cent.-Ztg. Jahrg. 29. 1860.
Maynard, C. L. The defensive glands of a species of Phasma, *Anisomorpha buprestoides*. Contribut. to Scienc. T. 1. 1889.
Minchin, E. A. Note on a new Organ, and on the Structure of the hypodermis in *Periplaneta orientalis*. Quart. Journ. Micr. Soc. Vol. 24. 1888.
— Further observations on the dorsal gland in the abdomen of *Periplaneta* and its allies. Zool. Anz. 1890, 13. Jahrg.
Müller. Fritz. Über Harpinsel, Filzflecke und ähnliche Gebilde auf den Flügeln männlicher Schmetterlinge. Jena. Zeitschr. f. Natur. Bd. 11. 1877.
— Beobachtungen an brasilianischen Schmetterlingen. Cosmos. Bd. 1 u. 2. 1877.
— Über Schmetterlingsdüfte. Ebenda.
— Duftwerkzeuge von *Epicalia acontius* und *Myscelia orsis*. Arch. Mus. Nac. Rio de Janeiro. Vol. 2. 1877.
— Duftwerkzeuge von den Beinen verschiedener Schmetterlinge. Ebenda.
— Die „sexual spots" der Männchen von *Danaë erripus* und *gilippus*. Ebenda.
— Die Stinkkölbchen der weiblichen Maracujafalter. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30. 1878.
— Die Duftschuppen der Schmetterlinge. Ent. Nachr. 1878, 4. Jahrg.
— Duftapparat an der Basis des Abdomens von *Sphinx convolvuli*, *ligustri* etc. Proc. Ent. Soc. London 1878.
— Wo hat der Moschusduft der Schwärmer seinen Sitz? Cosmos. Bd. 3. 1878.
— Duftwerkzeuge von *Antirrhoea archoea*. Arch. Mus. Nac. Rio de Janeiro. Vol. 3. 1878.
— Hagen, H. A. The color and pattern of Insects. Cosmos 1883, Bd. 13.
Müller, W. Duftorgane der Phryganiden. Arch. f. Naturg. 1887, Jahrg. 53.
Newbigin, M J. The Colours and Pigments of Butterflies. Nat. Sc. Vol. 14. 1899.
Odier, A. Mémoire sur la composition chimique des parties cornées des Insectes. Mém. Soc. Hist. Nat. Paris, Vol. 1.
Oettinger, R. Über die Drüsentaschen am Abdomen von *Periplaneta orientalis* und *Phyllodromia germanica*. Zool Anz. Bd. 30. 1906.
Packard, A. S. The fluid ejected by Notodontian Caterpillars. Amer. Naturalist Vol. 20. 1886.
— An eversible gland in the Larva of *Orgyia*. Ebenda.
— The eversible-repugnatorial scent glands of Insects. Journ. N. Y. Ent. Soc. Vol. 3, 4. 1895.
Paoli, G. Intorno all'organo del Graber nelle larve di Tabanidi. Redia Firenze Vol. 4. 1908.
Passerini, N. Sopra i due tubercoli addominali della larva della *Porthesia chrysorrhoea*. Bollet. Soc. Ent. ital. Anno 13. 1881.
Patton, W. H. Scent-glands in the larva of *Limacodes*. Canad. Ent. 1891, Vol. 23.

Philiptschenko, J. Anatom. Studien über Collembola. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 85. 1907.

Piepers, M. C. Over den zoogenamden haarn der Sphingiden-rupsen. Tijdschr. voor Entom. 1889, 32 deel. Vers.

Plateau, F. Note sur une sécrétion propre aux Coléoptères Dytiscides. Annal. Soc. Ent. Belgique. T. 19. 1876.

Plotnikow. Über die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 76. 1904.

Pollack, W. Duftapparate der *Hadena atriplicis* und *Litargyria*. 15. Jahrb. Westfäl. Prov. Ver. Münster 1886.

Porta, A. La secrezione della spuma nella *Aphrophora*. Monit. Zool. ital. 1901, Vol. 12.

— Ricerche sull apparato di secrezione e sul secreto della *Coccinella 7-punctata* L. Anat. Anz. Bd. 22. 1903.

Porter. Pequena contribucion a la fisiologia de los Insectos. Sobre la naturaleza del liquido que como medio de defensa emiten algunos Coleopteros. Actes Soc. Scient. Chili. T. 4. 1895.

Prittwitz. *Hepialus hectus*. Stett. Entom. Ztg. 1845.

Poulton, E. B. Notes in 1885 upon Lepidopterous larvae and pupae, including an account of the loss of weight in the freshly-formed lepidopterous-pupa, etc. Trans. Ent. Soc. London 1885.

— Notes in 1886 upon lepidopterous-larvae, etc. Ebenda 1887, Part 3.

Querton, L. Du mode de formation des membranes cellulaires. Trav. Stat. Zool. de Wimereux. T. 7. 1899.

Reichenau, W. v. Die Duftorgaue des männlichen Ligusterschwärmers. Cosmos Bd. 7. 1880.

— Der Duftapparat von *Sphinx ligustri*. Ent. Nachr. 1880.

Reid, Wm. Glands on the Thorax of certain Lepidoptera. Ent. Record 1891, Vol. 1.

Riley, V. Notes on the eversible glands of larvae of *Orgyia* and *Parorgyia*, etc. 5th Rep. U.S.Ent. Comm. 1885.

Rimsky-Korsakow, M. Über das Spinnen der Embiiden. Zool. Anz. Bd. 36. 1910.

— Beitrag zur Kenntnis der Embiiden. Zool. Anz. Bd. 29. 1905.

Robson, J. E. The flight and pairing of the genus *Hepialus*. Ent. Monthly Mag. Vol. 27. 1891.

Rombouts, J. E. De la faculté qu'ont les Mouches de se mouvoir sur le verre et sur les autres corps polis. Arch. Mus Teyler Harlem, 4e Part. 1883.

— Über die Fortbewegung der Fliegen an glatten Flächen. Zool. Anz. 1884.

Rossum, A. J. van. Werking van haren der processie-rups op de menschelijke huid. Tijdschr. Entom. D. 48. 1905.

Schaposchnikow, Ch. Das Duftorgan von *Phassus Schamyl* Chr. 2. Ethologischer Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. 78. 1905.

Schneider, R. Die Schuppen aus den verschiedenen Flügel- und Körperteilen der Lepidopteren. Zeitschr. f d. ges. Naturw. Bd. 51. 1878.

Schulze, P. Die Nackengabel der Papilionidenraupen (nach dem Manuskript 1910). Inaugural-Dissert. Berlin 1911.

Scudder, S. H. Odoriferous glands in Phasmidae. Psyche, Vol. 1. — Amer. Natural. T. 10. 1876

— Prothoracic tubercles in Butterfly Caterpillars. Psyche Vol. 1. 1876.

— Glands and extensile organs of larvae of blue Butterflies. Proc. Bost. Soc. Nat. hist. T. 33. 1888.

— Antigeny or sexual dimorphism in Butterflies. Proc. Amer. Acad. of Arts and Sc. Vol. 12. 1877.

Semper, C. Über die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 8. 1857.

Simmermacher, G. Untersuchungen über Haftapparate an Tarsalgliedern von Insekten. Zool. Anz. 7. Bd. 1884. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 40. 1884.

Sladen, F. W. L. Scent producing Organ in the abdomen of the worker of *Apis mellifica*. Entom. Monthly Mag. 38. Bd. 1902.

Smith, J. B. Notes on odors and odoriferous structure of various moths and a note by L. O. Howard on odor of *Dynastes*. Proc. Ent. Soc. Washington Vol. 1. 1888.

Spuler, A. Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues und der Phylogenie der Flügelbedeckung der Schmetterlinge. Zool. Jahrb. Anat. 8. Bd. 1895.

— Über das Vorhandensein von Schuppenbalg bei den Schmetterlingen. Biol. Centralblatt, Bd. 16. 1896.

Spuler, A. Zur Phylogenie der einheimischen *Apatura*-Arten. Stett. Entom. Ztg. 1890.
Sulč, R. Über einige unbekannte Wehrorgane der Insekten. 4. Nachr. d. IV. Vers. d. böhm. Naturf. und Ärzte Prag. 1908 (Tschechisch.) Referat in: Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie. Bd. 6. 1910.
Sundwik, E. Über das Wachs der Hummeln II. Mitteilung. Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 53. 1907.
— Zur Constitution des Chitins. Zeitschr. f. physiol. Chemie Vol. 5. 1881.
Targioni-Tozzetti, A. Studii sulle Cocciniglie. Mem. Soc. Ital. Sc. Nat. Milano T. 3. Nr. 3. 1867.
— Sur la cire qu'on peut obtenir de la Cochenille du figuier (*Coccus caricae*). C. R. Acad. Sc. Paris. 65. 1867.
Thomann, H. Schmetterlinge und Ameisen. Jahresb. d. Naturf. Ges. Graubündens. 44. Bd. 1900/01.
Thomas, M. B. The Androconia of Lepidoptera. Amer. Natural. Vol. 27. 1893.
Törne, O. Die Saugnäpfe der männlichen Dytisciden. Zool. Jahrb. Anat. 29. Bd. 1910.
Tower, W. L. The Development of the Colors and Color Patterns of Coleoptera, with Observations upon the Development of Color in other orders of Insects. The Decenn. Publ. Chicago Vol. 10. 1903.
— The Origin and Development of the Wings of Coleoptera. Zool. Jahrb. Abt. Morph. 17. Bd.
Urech, F. Beobachtungen über die verschiedenen Schuppenfarben und die zeitliche Succession ihres Auftretens. Zool Anz. Bd. 14 und 15. 1891/92.
— Beiträge zur Kenntnis der Farbe von Insektenschuppen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd 57. 1894.
— Chemisch analytische Untersuchungen an lebenden Raupen. Zool. Anz. 13. Bd. 1890.
Verson, A. Hautdrüsensystem bei Bombyciden (Seidenspinner). Zool. Anz. 1890.
— u. Bisson. Cellule glandulari ipostigmatiche nel *Bombyx mori*. Publ. R. Statione Bacologica di Padova Vol. 6. 1891.
Verson, E. Di una serie di nuovi organi escretori scoperti nel filugello. R. Stat. Bacol. di Padova 1890.
Villard, J. Contribution à l'étude des chlorophylles animales. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 55. 1903.
Vlakowich, G. P. Sulla presenza del acido urico nella cute delle Baco da seta. La Sericoltura austriaca. 4° anno. Annuar. Soc. Naturalisti Modena 6° anno. 1872.
Vosseler, J. Über Anpassung und chemische Verteidigungsmittel bei american. Orthopteren. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 12. Vers. 1902.
— Die Stinkdrüsen der Forficuliden. Arch. Mikr. Anat. Bd. 36. 1890.
— Biolog. Mitteilungen über einige Orthopteren aus Oran. Jahresh. d. Ver. f. Vaterl. Naturk. Württemberg. 1893
Walter, B. Die Oberflächen- oder Schillerfarben. Braunschweig 1895.
Watson, J. On the microscopical examination of plumules. Ent. Monthly Mag. Vol. 2. 1865.
— On certain scales of some Diurnal Lepidoptera. Mem. lit. philos. Soc. Manchester. Ser. 3. Vol. 2. London 1865.
— On the plumules or Battledore-Scales of Lycaenidae. Ebenda. Ser. 3. Vol. 3. London 1868/69.
— Further remarks on the Plumules or Battledore-Scales of some of the Lepidoptera. Ebenda 1869.
Weismann, A. Über Duftschuppen. Zool. Anz. Bd. 1. 1878.
Will, Fr. Über die Prozessionsraupe und die Ursache ihrer schädlichen Einwirkung auf die Haut. Frorieps Notiz. 1848.
— Über die Prozessionsraupe (*Bombyx processionea*) und die Ursache ihrer schädlichen Einwirkung auf die Haut. Bull. Acad. München. 1849.
Willem, V., et H. Salbe. Le tube neutral et les glandes céphaliques des *Sminthurus*. Ann. Soc. Ent. Belg. Vol. 41. 1897.
Wonfor. On certain Butterfly scales, characteristic of sex. Quart. Journ. Micr. Sc. New Ser. Vol. 8. 1868. Vol. 9. 1869.
Zander. Vergleichende und kritische Untersuchungen zum Verständnisse der Jodreaktion des Chitins. Pflügers Arch. f. Physiol. Bd. 66. 1897.
Zopf. Zur Kenntnis der Färbungsursachen niederer Organismen. Beitrag zur Phys. und Morph. niederer Organismen. Leipzig. H. 2. 1892.

Die Organe zur Lautäußerung.

Von **Dr. Oskar Prochnow**, Groß-Lichterfelde-Berlin.

I. Morphologie und Physiologie der Organe zur Lautäußerung.

1. Das Klopfen und Knipsen.

Die Arten der Käfergattungen *Anobium* und *Bostrychus*, die sogenannten „Totenuhren" und Borkenkäfer, ferner die zu den Psociden gehörende Bücherlaus, *Troctes pulsatorius* L., sowie die Soldaten der Termiten bringen ein Geräusch dadurch zustande, daß sie den Kopf schnell hintereinander mehrmals gegen die Unterlage stoßen. Es ist ähnlich, als wenn man schnell mit dem Fingernagel auf den Tisch klopft (1[1]), S. 346; 2, S. 103—104; 3, S. 113—114; 4; 2, S. 64.).

Ohne einen eigentlichen Lauterzeugungsapparat zu gebrauchen, bringen die Elateriden ein knipsendes Geräusch hervor. Diese Käfer schnellen sich nämlich, wenn sie auf irgend eine Weise in die Rückenlage gekommen sind, durch eine schnelle Rückstoßbewegung wieder in die Bauchlage. Damit dieses Abstoßen möglichst plötzlich erfolgt, wird ein dornartiger Fortsatz des Prosternums über den etwas vorstehenden Rand einer den Dorn aufnehmenden kleinen Grube der Mittelbrust durch Druck schnell hinübergepreßt. Der Mechanismus der Lautäußerung ist also ähnlich dem, der sich bei den sogenannten Schnappschlössern findet: Hier wie dort entsteht der knipsende Ton durch die starke Reibung der aneinander schnell vorbeigleitenden Teile, die dadurch in unregelmäßige Schwingungen versetzt werden (5, S. 10—11).

2. Der Hauptflugton.

Wenn ein hinreichend großer Gegenstand in der Luft Schwingungen von nicht zu kleiner Amplitude ausführt, z. B. wenn wir eine Stricknadel mit dem einen Ende auf den Tisch fest auflegen, das andere Ende aufwärts oder abwärts biegen und schnell loslassen, so daß die Nadel Schwingungen um die Gleichgewichtslage ausführt, so hören wir einen Ton. Auf diese Weise kommt der Ton zustande, den wir von sehr vielen fliegenden Insekten, so insbesondere von Fliegen, Mücken, Bienen, Hummeln, Schmetterlingen, Käfern, kurz von allen den Insekten hören, die ihre Flügel in jeder Sekunde etwa 15 mal und öfter auf- und abbewegen. Die Flügelschläge rufen nämlich in der Luft schnell aufeinanderfolgende, periodische Verdichtungen und Verdünnungen hervor, die unser Ohr als Ton empfindet. Erfolgen die Flügelbewegungen langsamer, wie bei den meisten Käfern und Schmetterlingen, so ist der Ton, wenn er überhaupt vernehmbar ist, tief, erfolgen sie schnell, wie namentlich bei den Mücken, so ist der Ton hoch. Die Tonhöhe kann experimentell auf

---

[1]) Diese Zahlennachweise beziehen sich auf das Literatur-Verzeichnis S. 75.

graphischem Wege oder durch das Gehör bestimmt werden. So fand man z. B. für die Stubenfliege die Schwingungszahl 330, für die Honigbiene 440 und für die Stechmücke *Culex pipiens* 600—650 (5, S. 12—23).

Sekundäre Flugtöne, die möglicherweise dadurch entstehen könnten, daß die Flügelenden noch vibrieren, scheinen bei den Insekten nicht vorzukommen. Wahrscheinlich liegt dies daran, daß die Amplituden dieser Bewegungen zu klein, die Töne daher im Verhältnis zum Hauptflugton zu leise sind. Eine eigenartige Modifikation des Flugtones findet sich bei den Schnarrschrecken, *Psophus stridulus* L., *Omocestus* (= *Stenobothrus*) *miniatus* Charp., *Stauroderus* (= *Stenobothrus*) *mori* Fabr., *Arcyptera* (= *Stethophyma*) *fusca* Pall. u. a. Diese Tiere lassen im Fluge ein Knarren hören, bei dem man die einzelnen Stöße noch deutlich voneinander unterscheiden kann. Eine restlose Erklärung dieser Lautäußerung wurde noch nicht gegeben. Fest steht nur, daß das Geräusch allein durch die Hinterflügel hervorgerufen wird. Bei einigen Arten ist die Aderung dieser Flügel differenziert: die Vorderrandadern sind verdickt und die nach hinten folgenden breiten Längsfelder durch regelmäßige quere Adern unterbrochen und zu Resonatoren umgebildet. Es ist anzunehmen, daß diese Flügelteile durch den beim Fluge wechselnden Luftwiderstand in Schwingungen versetzt werden (5, S. 26—29; 6).

3. Der Nebenflugton, ein Membranton.

Außer dem Hauptflugton findet sich bei vielen Insekten eine Tonäußerung, die sehr deutlich zu hören, ja zu tasten ist. Man hat diesen Ton bisher nach dem Vorgange H. Landois' und Burmeister's für eine Stimme der Insekten erklärt. Landois meinte, daß die während der Anstrengung der Flügelbewegung heftig aus den Stigmen heraustretende Luft kleine in das Lumen der Stigmen hineinragende Chitinplättchen in Schwingungen versetze. Diese — in den Lehrbüchern der Zoologie noch benutzte — Auffassung ist nicht haltbar. Einmal nämlich steht die Stärke des Tones in keinem Verhältnis zur Größe der „schwingenden" Platten; die Chitingebilde sind so klein, daß es vom physikalischen Standpunkte aus in manchen Fällen ganz ausgeschlossen ist, daß die oft lauten Töne jenen Platten ihren Ursprung verdanken. Für einen Fall läßt sich der Beweis jedoch direkt führen. Die Hummeln tragen nach Landois ihren Tonerzeugungsapparat in den Stigmen des Hinterleibes; aber der vom Abdomen abgetrennte Thorax der Hummeln gibt die gleichen Töne von sich wie die ganze Hummel. Da nun der Ton nur im Fluge erschallt oder wenn die Flügelmuskeln in Tätigkeit sind, und da bei jeder Tonäußerung der ganze Thorax des Tieres lebhaft erzittert, so faßt ihn Prochnow als Nebenflugton auf (5, S. 132—139). Der Vorgang ist offenbar folgender: die Flügelmuskeln, die sich an die Thoraxwandungen anheften, lassen, auch wenn die Flügelflächen entfernt sind, die elastischen Chitinwandungen des Thorax erzittern, sobald das Tier beunruhigt wird und sich zu befreien versucht; diese Schwingungen teilen sich der Luft mit und erregen in uns die Tonempfindung.

Die Richtigkeit dieser Auffassung beweisen noch folgende Befunde: Der in Rede stehende Ton kommt nur bei Insekten vor, die gute Flieger sind und nicht zu dicke Thoraxwände haben. Seine Höhe steht, wie allgemein bei schwingenden Gegenständen, in reziproker Beziehung zur Körpergröße. Weiter ist er stets höher als der Hauptflugton. Diese Beobachtung erklärt sich daraus, daß wegen der Elastizität des Chitins

einer Kontraktion der Flügelmuskeln mehr als eine Schwingung des Chitinpanzers entsprechen dürfte. Schließlich kann man ihn fast beliebig verstummen oder erschallen lassen, wenn man entweder den Thorax seitlich schwach zusammendrückt, so daß die Muskelbewegung gehindert wird, oder wenn man das Insekt durch leise kurze Berührung des Thorax veranlaßt, die Muskelbewegung wieder auszuführen. Diese Berührung leitet nämlich die Bewegung der Flügelmuskeln offenbar in ähnlicher Weise wieder ein, wie etwa Massage die Kontraktionen eines bereits stillstehenden Herzens.

4. Die Stridulationsorgane der Insekten.

Streichen wir über ein Stück gerippten Papieres oder einen Kamm mit kurzen Zähnen mit einem scharfkantigen Gegenstande hinweg, so hören wir einen Ton, der in akustischer Beziehung mit den Stridulationstönen auf eine Stufe zu stellen ist. Das physikalische Instrument nämlich, mit dem die Stridulationsorgane der Arthropoden zu vergleichen sind, ist die Sirene nach Savart, die aus einem Zahnrade besteht, das unter einem federnden Sperrhaken läuft. Führen wir den Vergleich mit den oben genannten Gegenständen durch, so finden wir, daß den Rippen des Papieres oder den Zähnen des Kammes die Zähne des Rades, der darüber hinweggleitenden Schrillkante jedoch der federnde Sperrhaken entspricht.

Jenen beiden Gegenständen entsprechen die beiden Haupttypen der Stridulationsorgane der Insekten: der Schrillplattentypus und der Schrillkammtypus. Jener findet sich rein ausgebildet bei vielen Coleopteren, namentlich den Cerambyciden, dieser bei den Orthopteren. Der Grund dieser Differenzierung ist der, daß bei den Käfern, die allgemein stark mit Chitinplatten gepanzert sind, reibende Flächen in großer Zahl vorhanden sind, aus deren oft schon im primitiven Zustande reihenweis angeordneten Erhöhungen sich leicht Schrillplatten entwickeln konnten; bei den Orthopteren dagegen fehlen solche in der Regel, und nur die Deckflügel und Beine sind hinreichend durch Chitin versteift. Zwischen den beiden Haupttypen finden sich in den einzelnen Gruppen zahlreiche Übergänge.

Die Stellen, an denen sich Stridulationsorgane entwickelt haben, sind bei den verschiedenen stridulierenden Insektengattungen und deren Entwicklungszuständen außerordentlich verschieden. Fast an allen Teilen, dem Thorax, dem Abdomen, den Flügeln, den Beinen finden wir gelegentlich Reiber und Reibzeuge.

Sehr groß ist die Zahl der stridulierenden Käfer. Von den Carabiden zeigt *Elaphrus riparius* L. einen doppelten Stridulationsapparat: zwei Reibleisten auf dem vorletzten Hinterleibsringe werden bei Kontraktion der Hinterleibsringe gegen zwei Schrillkanten in der Nähe des Elytrenhinterrandes gerieben. Außerdem weist die Unterseite der stärksten Unterflügelrandader etwa 100 regelmäßige Erhöhungen auf, denen eine darunter liegende Schrillkante entspricht. Eine weitgehende Spezialisierung des Körperbaues ist bei *Cychrus rostratus* L. durch die Stridulation hervorgerufen worden: Die Elytren sind verwachsen und wölben sich umgekehrt-kahnförmig über dem flachen Abdomen. Der Außenrand der Elytren senkt sich jederseits etwa 3 mm weit abwärts und bildet eine innen mit vielen Spitzchen und Plättchen versehene Rinne, in die eine ebenfalls zahlreiche Spitzchen tragende, den Rand des Abdomens bildende Leiste eingreift. Wenn diese Teile aneinander vorbeigleiten, entsteht ein durch die Elytrenwölbung wie durch einen Resonator verstärkter, lauter Ton. Unter den Dytisciden hat *Pelobius hermanni* F. einen doppelten Stridulationsapparat: an dem Nahtrande der Flügeldecken jederseits eine quergerippte Leiste, gegen die das Abdomen gerieben wird, und außerdem eine Vena stridens an dem Unterflügel, die jederseits gegen eine scharfe Kante der Flügeldecken gerieben wird. In ähnlicher Lage wie bei *Elaphrus* befindet sich das Stridulationsorgan eines jeden

Totengräbers, z. B. bei *Necrophorus vespillo* L. (Fig. 1): Je eine Leiste oben auf jeder Seite des 5. und zugleich letzten noch von den Flügeldecken bedeckten Abdominalsegmentes trägt 110—150 Querleistchen, denen eine Schrillkante an dem Elytrenende entspricht. In der Familie der Lamellicornia findet sich in der Anlage von Stridulationsorganen eine solche Mannigfaltigkeit wie sonst in keiner Käferfamilie. Die *Oryctes* spec. tragen die Reibplatte auf dem Propygidium. *Omaloplia brunnea* F. hat an der Innenseite des Prosternums in der Gegend der Coxen der Vorderbeine eine Reibplatte mit 160 feinen Leistchen, über die eine Leiste des Mesosternums hinweggleitet. Beim Walker, *Polyphylla fullo* L., sind drei starke Adern jedes häutigen Flügels zu Schrillkämmen geworden, während als Schrillkanten die Elytrenränder und namentlich eine scharfe Kante des vorletzten Hinterleibsringes dienen. *Copris lunaris* zeigt auf dem vorletzten, dritt- und viertletzten Abdominalsegment Reibzeuge von sehr variabler Ausbildung, die gegen die Kanten der Flügeldecken oder gegen dünne Adern der häutigen Flügel gerieben werden. Außerdem sind die Flügelrandadern in der Gegend der Beuge mit etwa 40 zur Stridulation wohl geeigneten Stegen versehen. Bei den *Geotrupes*- und *Ceratophyus*-Arten liegen die Stridulationsleisten an den Coxen des dritten Beinpaares; die Reibung geschieht gegen eine Schrillkante des dritten abdominalen Bauchringes, des ersten stärker chitinisierten. Bei den *Trox*-Arten sind an drei verschiedenen Stellen auf der Oberseite des Abdomens Reibplatten entwickelt; außerdem ist die Flügelrandader gekerbt. Bei einigen Curculioniden liegt das Reibzeug an der unteren Seite der Elytrenspitze, z. B. bei *Mononychus pseudacori* L. und *Cryptorhynchus lapathi* L. Von den Cerambyciden vermögen fast alle Arten relativ sehr reine Töne hervorzubringen. Das Schildchen des Mesothorax setzt sich hier nach vorn in eine Schrillplatte fort, die in die Höhlung des Prothorax hineinragt und sich bei jeder nickenden Bewegung des vorderen Körperteiles an einer dort angebrachten scharfen Kante reibt. Die zu den Chrysomeliden zu zählenden Crioceriden bringen ihre hohen Töne durch Reiben einer Reihe feiner Spitzen am Elytrenrande gegen die Reibplatten auf dem letzten Hinterleibsringe hervor. Unter den Käferlarven wurden von *Geotrupes*-Arten Stridulationstöne gehört.

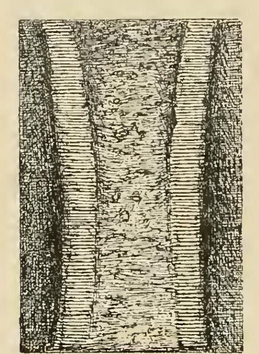


Fig. 1.
Doppelraspel von *Necrophorus vespillo* L.
40 × nat. Gr.

Unter den Hymenopteren besitzen viele Ameisen Stridulationsorgane, nämlich an den Stellen des Abdomens, wo eine Reibung eintreten kann. Es gilt dies für Arten der Gattungen: *Cremastogaster*, *Mutilla*, *Ponera*, *Camponotus*, *Myrmica*, *Sinia*, *Atta* u. a. Die Entwicklung der Schrillplatten ist meist ziemlich gut. Im Gegensatze dazu stehen die Stridulationsorgane der Lepidopteren-Larven und Imagines auf tiefer Stufe. Die Rillenbildung ist selbst bei der *Rhodia fugax* Butl.-Raupe, deren Ton rein und ziemlich laut klingt, wenig verschieden von der Skulptur der Raupenhaut an den anderen Körperstellen. Bei stridulierenden Schmetterlingen vollends gelang es bisher nicht, irgendwelche Differenzierung nachzuweisen, so daß man zu der Annahme genötigt ist, daß die Flügelschuppen durch ihre ziemlich regelmäßige Stellung die sonst vorkommenden parallelen Rillen ersetzen (5, S. 66 bis 67).

Sehr hoch entwickelt sind dagegen die Stridulationsorgane in der Gruppe der Hemiptera-Heteroptera. *Reduvius personatus* L. und *Coranus subapterus* Deeg. reiben die Spitze des Schnabels an einer zwischen den Hüften des ersten Beinpaares gelegenen Schrilleiste; *Corixa striata* L. und *Corixa Geoffroyi* Leach dagegen eine Zähnchenreihe auf der Innenseite der Tarsen des ersten Beinpaares an der geriefteten Oberfläche des Saugschnabels.

Große Regelmäßigkeit in der Lagerung der Organe zur Tonäußerung findet sich unter den Orthopteren, den eigentlichen „Sängern" unter den Insekten. Die Acridida tragen die Schrillkämme meist an den Schenkeln des dritten Beinpaares; als Schrillkante dient eine Ader des Deckflügels (Fig. 2). Die Achetiden und Locustiden haben die Vena stridens an den Deckflügeln und lassen eine scharfe Kante des anderen Deckflügels über deren oft sehr kompliziert gebaute Erhöhungen hinweggleiten.

Trotz der großen Mannigfaltigkeit der Stridulationsorgane stimmen sie doch in folgenden Punkten miteinander überein: Stets ist eine Schrillader, Schrilleiste oder Schrillplatte vorhanden, d. h. ein mehr oder minder großes Stück der Chitinoberfläche ist mit regelmäßig verlaufenden Spitzen, abgerundeten Erhöhungen, breiteren oder schmaleren Plättchen oder Leistchen versehen. Je nachdem die Schrillader oder Schrillplatte an einem schlechter oder besser beweglichen Körperteile angebracht ist, dient sie als passives oder tangiertes oder als aktives oder tangierendes Stridulationsorgan.

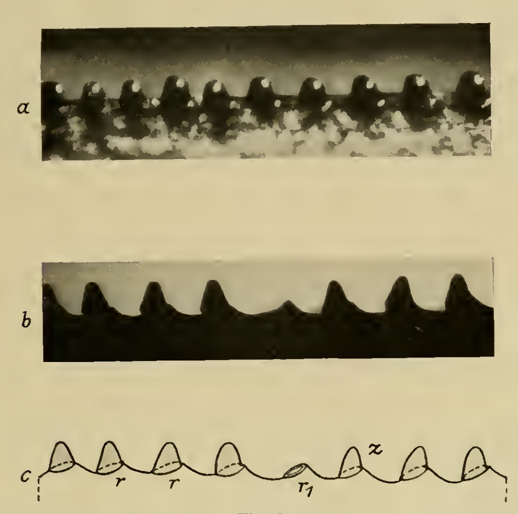


Fig. 2.
Einige zapfenförmige Erhöhungen der Vena stridens von *Stethophyma fuscum* Pall.:
a) schräg von oben, bei auffallendem Lichte.
b) Profilansicht.
c) Schematische Seitenansicht.
(*r* Ringe, in denen die Zapfen sitzen; r_1 Ring, aus dem der Zapfen herausgefallen ist; *z* Zapfen.) (100 × lin.)

Außerdem findet sich bei jedem stridulierenden Insekt eine tangierende oder tangierte Schrillkante, d. h. eine oben meist messerscharfe und gerade Chitinleiste, die an der Stelle liegt, die bei der Reibung über die Erhöhungen der Ader oder Platte hinweggleitet. Die Länge der Schrillkante variiert je nach der Breite der Platte oder Ader und je nach dem Winkel, unter dem sie über diese Gebilde hinwegstreicht. Die Schrillkante ist z. T. so gestellt, daß sie bei der Stridulationsbewegung gegen die steile Seite der Schrillstege drückt; dadurch wird der Widerstand vermehrt und der Ton verstärkt. Die Schrillkante ist in seltenen Fällen in eine Reihe spitzer Zähnchen aufgelöst. Beide Teile der Schrillorgane sind in den meisten Fällen über das Niveau der Umgebung erhoben, damit die Schrillkante bei der Reibung in die Vertiefungen

eindringen kann, die Vibration der Kante und somit auch der benachbarten Teile möglichst stark wird und der Ton laut erscheint.

Die Erhöhungen auf den Schrilladern oder Platten sind bei den verschiedenen Arten stridulierender Insekten sehr verschieden entwickelt. Bei den Käfern — namentlich den Lamellicorniern — und vielen Ameisenarten sind die Schrilleisten so wenig entwickelt, daß man sie leicht mit den gleichfalls reihenweise angeordneten Erhöhungen der Chitinbedeckung verwechseln kann (Fig. 3). Offenbar sind die Schrilleisten aus diesen lediglich auf der Anordnung der Matrixzellen der Chitindecke beruhenden Erhöhungen durch Differenzierung hervorgegangen. Bei den *Geotrupes*-Arten kann man noch deutlich sehen, wie die Leistchen der Schrillader in die normalen Erhöhungen des Chitins übergehen. Bei stärkerer Vergrößerung machen sich sogar oben auf den Leistchen noch Reste der Haargebilde bemerkbar, die die benachbarten Teile bedecken. Zahlreiche Übergänge leiten zu den Gebilden über, die durch ihre Regelmäßigkeit Staunen erregen: Oft verlaufen mehr als hundert winziger Leistchen auf einer Schrillplatte von 1—2 mm Länge einander genau parallel. Auch für die zapfenartigen Gebilde der Orthopteren läßt sich die Genese leicht aufdecken. Bei *Psophus stridulus* L. z. B. bedecken ganz ähnliche runde Zäpfchen die benachbarten Teile, wie sie sich auf der Vena stridens vorfinden; nur sind sie hier größer, gleichmäßiger gebaut und regelmäßiger gestellt. Auch die plattenartigen Gebilde der Grillen und Heimchen sind wahrscheinlich aus ähnlichen, nur breiteren Schuppen hervorgegangen. Übergänge dazu stellen die Erhöhungen auf den Adern der Locustiden dar (Fig. 4—5). In einigen Fällen setzt sich hier bereits das Mittelstück eines jeden Leistchens seitlich in eine dünne Chitinlamelle fort. Bei den Grillen und Heimchen sind diese Anhangsgebilde erheblich größer, so daß sich der Bau der Plättchen dadurch sehr kompliziert. Diese sehr dünnen Lamellen scheinen an der Tonbildung beteiligt zu sein (Fig. 6—7).

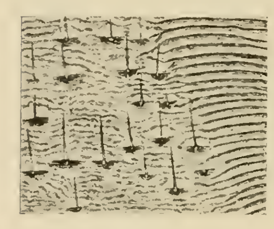


Fig. 3.
Teil des Stridulationsorganes von *Ceratophyus typhoeus* L. Die leistenartigen Erhöhungen gehen am Rande der schmalen Schrillplatte in die normalen Erhöhungen der Chitinskulptur über und unterscheiden sich davon nur durch die größere Regelmäßigkeit der Anordnung und durch das Fehlen von Chitinhaaren. (140 × lin.)

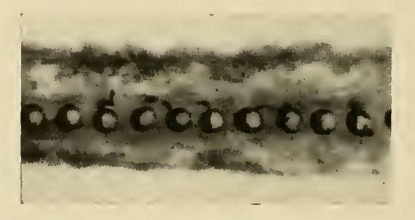


Fig. 4.
Einige Erhöhungen der Schrillader von *Gryllotalpa vulgaris* Latr. bei durchfallendem Lichte. (Vergr. 160 × lin.)

Außer den beiden Hauptteilen eines Stridulationsorganes, der Raspel und der Schrillkante, kommen bei hoher Entwicklung der Stridulationsorgane noch andere Eigentümlichkeiten vor, die mehr indirekte, mechanische Hilfsmittel der Stridulation sind. Besonders deutlich

treten diese Merkmale dann hervor, wenn nur einem Geschlecht die Fähigkeit zukommt, Töne hervorzubringen. Bei den Grillen z. B. unterscheidet man ♂♂ und ♀♀ am leichtesten an der eigenartigen Entwicklung der Flügeldecken der ♂♂ (Fig. 8). Das laterale Feld, das

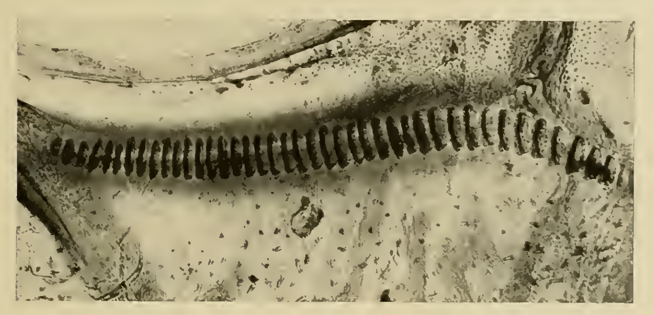


Fig. 5.
Vena stridens von *Decticus verrucivorus* L.
(75 × lin.)

gewissermaßen die Seiten des Resonanzkastens bildet, ist wenig modifiziert. Das dorsale Feld, die Decke des Resonanzkastens, zeigt große Abweichungen in der Lage und Ausbildung der Adern. Die Queradern, die sonst nur wenig beansprucht werden und daher viel dünner sind als die Längsadern, haben bei den männlichen Grillen die Aufgabe, dem Druck standzuhalten, der bei der heftigen Stridulationsbewegung den Flügel in sich zusammenzuschieben droht. Sie sind daher zusammen mit den z. T. gleichfalls anders gestellten Längsadern näherungsweise in die Richtung des stärksten Druckes eingestellt. Da aber der Flügel außerdem zur Resonanz geeignet sein muß, so sind sie ähnlich angeordnet, wie die nichtschwingenden Stellen tönender Platten, auf denen sich aufgestreuter Sand zu den Chladnischen Klangfiguren anordnet. Druckfestigkeit und Schwingungsfähigkeit haben hier also offenbar diese eigenartige Gestaltung des Deckflügels bedingt. Einige Stellen des Flügels sind außerdem besonders dünn; sie dienen hier wie auch bei den Locustiden als Resonatoren im engeren Sinne. Unter den Käfern besitzt *Cychrus rostratus* L. einen Resonanzapparat



a



b

Fig. 6.
Einige Erhöhungen der Vena stridens der männlichen Grille
a) bei durchgehendem Licht,
b) bei auffallendem Licht.
(Vergr. etwa 150 × lin.)

besonderen Baues: die an der Naht verwachsenen Flügeldecken wölben sich hoch über dem Körper (5, S. 99—102).

Nicht minder erstaunlich als diese bionomischen Eigentümlichkeiten ist die Feinheit der Ausbildung so winziger Gebilde. So finden wir bei *Cerambyx dux* Fald. auf einer Schrillplatte von 2,4 mm Länge etwa 240 einander parallel laufende Leistchen, die also voneinander einen Abstand von je 10 μ haben. Zahlreiche Arten der Gattung *Leptura* haben im Durchschnitt 120 Leistchen auf einer Schrillplatte von etwa 0,5 mm. Bei verwandten Arten gehen die Abstände der Leistchen bis auf 3 μ herunter. Bei den Feldgrillen findet man in der Regel 130—150 Platten auf der Vena stridens, beim *Decticus verrucivorus* L. 40—73, bei der *Locusta viridissima* L. 70—100. Der gegenseitige Abstand der Plättchen beträgt hier in der Mitte der Ader 30—32 μ, gegen die Enden weniger (5, S. 110—111).

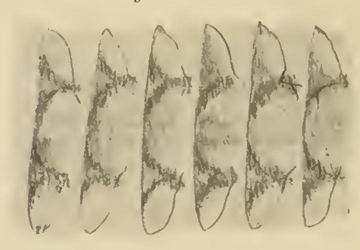


Fig. 7.
Einige Erhöhungen der Vena stridens des Heimchens bei durchgehendem Lichte. (500 × lin.)

Aus diesen Messungen und aus Beobachtungen der Stridulationszeit läßt sich leicht die Höhe der Stridulationstöne berechnen. Bezeichnet nämlich l die Länge der Schrillader oder -platte in mm, n die Anzahl der Leistchen oder anderer Erhöhungen auf 1 mm, t die während des Hinübergleitens der Schrillkante über die Schrillvorrichtung verstreichende Zeit, so ist die Tonhöhe $s = \frac{l \cdot n}{t}$. Als Zeit für eine einfache Stridulationsbewegung findet man bei den Käfern 0,1 bis 0,3 Sekunden. Daher ergeben sich als Tonhöhen für die Lautäußerungen der Käfer etwa die Schwingungszahlen 800—1500. Für die Feldgrille liegen genaue Bestimmungen vor. Kreidl und Regen ließen Grillen im vorn verschlossenen Schalltrichter eines Grammophons um die Wette zirpen. Die Platte enthielt nachher die der Tonhöhe entsprechenden Eindrücke des Stiftes. Unter Berücksichtigung der Drehungsgeschwindigkeit ergab sich als Tonhöhe eine von 4190 Schwingungen für die Sekunde. Der Vergleich des Grillentones

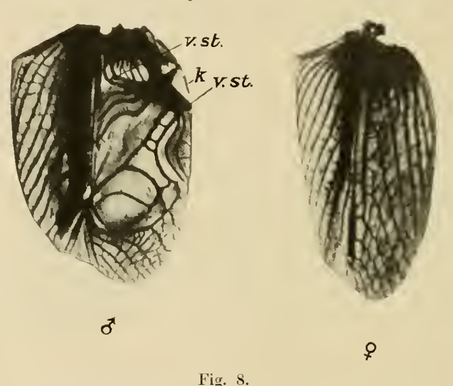


Fig. 8.
Flügeldecken von *Gryllus campestris* L. ♂ und ♀.
R = Schrillkante; *v.st.* = Vena stridens.
Vergr. etwa 2½ × lin.

mit dem einer Galtonpfeife ergab eine Pfeifenlänge von 18,4 mm bei einer Maulweite von 2 mm. Diesen Dimensionen entspricht eine Tonhöhe von 4 138 Schwingungen. Endlich ergab sich bei Anwendung des Stroboskopes, daß bei 6—8 Unterbrechungen des Lichtes der Eindruck erzielt wurde, daß der Flügel in Ruhe blieb. Für die einfache Stridulationsbewegung bleibt also eine Zeit von etwa $^1/_{16}$ Sekunde. Da aber beide Flügel gegeneinander bewegt werden, so ist die Geschwindigkeit doppelt so groß; sie entspricht also der Zeit $^1/_{32}$ Sekunde. Bei Annahme eines Näherungswertes zu $^1/_{28}$ Sekunden ergibt sich, da etwa 131 Schrillplatten tangiert werden, als Tonhöhe die Zahl 131 · 28 = 3 668 (7. S. 57—81). Die größere Höhe des Grillentones im Verhältnis zu denen der Käfer erklärt sich demnach aus der Kürze der Stridulationszeit.

5. Das Explosionsgeräusch der *Brachinus*-Arten.

Die in den Tropen sehr verbreiteten *Brachinus*-Arten, von denen auch in Deutschland einige selten vorkommen, vermögen durch Abgabe eines Sekretes ein leises Explosionsgeräusch hervorzurufen. In den letzten Hinterleibsringen der Bombardierkäfer liegt ein paariger Drüsenapparat mit ebenfalls paarigem, zusammenziehbarem Behälter für das Sekret, der sich jederseits mittels eines engeren Halses oberhalb des Afters nach außen öffnet. Dieser Drüsenapparat entleert, wenn sich der Käfer in Gefahr befindet, eine Stickoxyd und salpetrige Säure enthaltende Flüssigkeit, die bei Berührung mit der Luft explodiert und sich dabei in einen bläulichen oder weißlichen Dunst verwandelt. Läßt man diesen Dunst, der im Dunkeln phosphoreszieren soll, auf die Haut einwirken, so verspürt man einen brennenden Schmerz, und die Haut wird geschwärzt. Diese Wirkungen machen sich besonders bei den großen ausländischen Arten geltend, deren Explosionsgeräusch so stark sein soll, als ob man einen Fingerhut voll Pulver in freier Luft abbrenne. Es wird berichtet, daß man wegen der ätzenden Wirkung des Sekretes eine bedeutendere Anzahl der großen *Brachinus* nur durch Handschuhe geschützt einfangen könne (3, S. 55).



Fig. 9.
Abdomen einer Cicade, von unten gesehen. *ep* = Episternite des Metathorax; *h* = Verbindungshaut des Metathorax mit dem 1. Abdominalsegment; *ih* = Irishaut.

6. Der Stimmapparat des Totenkopfes.

Acherontia atropos L. und ihre Verwandten *lachesis* F. und *satanas* Bsd. bilden die einzige Gruppe wirklich stimmbegabter Insekten. Zwar ist ein experimenteller einwandfreier Beweis noch nicht erbracht worden, wie die Stimmäußerung zustande kommt; so viel aber kann durch die sehr zahlreichen Versuche, die man mit lebenden Totenköpfen zur Erforschung der Stimme angestellt hat, als festgestellt betrachtet werden:

Im Hinterleib befindet sich vorn eine große, in der Regel mit Luft gefüllte, dünnhäutige Blase, die dicht vor dem sogenannten Magen in

die Speiseröhre mündet. Aus dieser strömt Luft aus, gelangt durch die Speiseröhre und von dort nach außen, so oft der Falter den knarrend-pfeifenden Ton freiwillig oder durch Druck auf die Blase gezwungen von sich gibt. Der distale Teil des Rüssels ist an der Tonäußerung sicher nicht beteiligt. Ob eine Mitwirkung der Rüsselbasis stattfindet — d. h. etwa des 2 mm langen proximalen Teiles —, ist einwandfrei bisher nicht erwiesen. Ebenso wenig ist sicher, ob in einer kleinen Höhlung unterhalb der Rüsselbasis das Stimmorgan zu sehen ist. Unterhalb des Rüssels nämlich befindet sich eine weiße, ziemlich feste Haut und darunter eine kleine Höhlung, in der etwa parallel zu der die Höhlung bedeckenden Haut ein ziemlich dünnes Häutchen ausgespannt erscheint, das vielleicht als Stimmband tätig ist. Jedoch ist es sehr wahrscheinlich, daß eine dieser beiden Möglichkeiten verwirklicht ist, da es anders kaum verständlich wäre, wie der Ton entstehen soll (8. S. 94; 5. S. 139 bis 147).

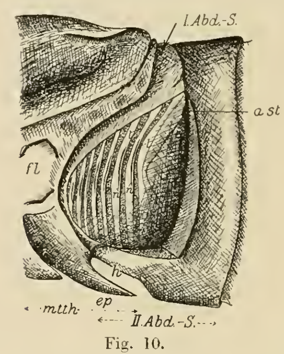


Fig. 10.
Trommelapparat der Cicaden, von der Seite gesehen.
mtth = Metathorax; I. (II.) Abd. S. = I. (II.) Abdominalsegment; *fl* = Ansatzstelle des Flügels; *ep* = Episternit des Metathorax; *h* Gegend der Verbindungshaut des Metathorax mit dem 1. Abdominalsegment; *l* = Leisten der Trommelhaut; *nl* = Nebenleisten; *a. st* = Ansatzstelle des Stielchens, das die Trommelhaut mit der Endplatte des Trommelmuskels verbindet. (Vergr. 6 × lin.)

7. Die membranösen „Trommel"-Organe der Cicaden.

Die Trommelorgane der Cicaden stellen die am höchsten entwickelten Lauterzeugungsorgane dar, die wir bei den Insekten finden. Die Hälfte des ganzen Tieres ist nur Musikinstrument. Der Hauptteil des Organes ist jederseits eine elastische Membran, an die ein Muskel angreift. Durch Kontraktionen dieser Muskeln wird die Membran in Schwingungen versetzt.

Der Körper der Cicaden erscheint durch ein schräg von hinten und oben nach unten und vorn ziehendes Diaphragma aus Chitin an der Grenze von Meso- und Metathorax in zwei Teile zerlegt: Kopf, Pro- und Mesothorax einerseits, Metathorax und Abdomen anderseits. Fast der ganze letztgenannte Teil ist zum Trommelorgan umgebildet. Darm und Ganglienkette schmiegen sich der ventralen Abdominalwand eng an; der Genitalapparat ist in den letzten Hinterleibsringen gelegen, sodaß fast das ganze Abdomen hohl und mit Luft gefüllt ist und vortrefflich zum Verstärken des an sich nur schwachen Tones der Membranen dient. Der Metathorax trägt zwei große Episternite, die als Schutz für eine dünnhäutige Stelle des ersten Abdominalringes dienen und daher bis über den zweiten Abdominalring reichen. Von dem ersten Abdominalsegment ist nur der Rückenteil unverändert. Die Episternite dagegen sind schräg nach oben und innen eingebogen und verringern den Hohlraum des Ringes beträchtlich. Außerdem wurde dadurch eine Vergrößerung der Verbindungshäute sowohl zum Metasternum als auch zum zweiten Abdominalringe veranlaßt. Beide Häute sind zudem noch stark umgestaltet. Die Haut zwischen Metasternum und dem ersten Abdominalsegment ist gelblich,

weich, ziemlich dick und in der normalen Stellung des Abdomens gefaltet. Sie ist für die Tonäußerung ohne große Bedeutung. Die Verbindungshaut zwischen dem ersten und zweiten Abdominalsegment ist dagegen sehr dünn und spröde und wird wegen des Auftretens von Interferenzfarben als Irishaut bezeichnet. Der morphologische Charakter dieser Häute ergibt sich aus ihrer Lage zu den Stigmen (Fig. 9 u. 10). Der Rest des ersten Ringes des Abdomens ist zum eigentlichen Tonerzeugungsorgan geworden. Jederseits nämlich wölbt sich die Haut vor, die durch je einen Muskel in Schwingungen versetzt werden kann. Beide Muskeln beginnen auf einer Erhöhung in der Mitte des Sternums, erstrecken sich von da ab schräg durch die Höhlung des Ringes nach oben und außen und endigen an einer kleinen Chitinplatte, die der Trommelhaut gegenübersteht und mit ihr durch ein feines Chitinstäbchen verbunden ist. Die Chitinplatte ist durch Bindegewebe an dem Chitinpanzer befestigt (Fig. 11).

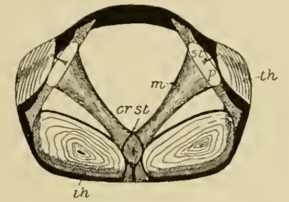


Fig. 11.
Trommelapparat der Cicaden (Blick in den vorderen Teil des abgetrennten Abdomens; etwas schematisiert).
m Muskel; *p* Platte = 1. Ansatzstelle des Muskels m; *cr. st.* Crista sterni = 2. Ansatzstelle des Muskels m; *st* Stiel, der *p* mit *th* verbindet; *th* Trommelhaut; *ih* Irishaut = Verbindungshaut des 1. und 2. Abdominalsegmentes. Vergr. 6 × lin.

Die Trommelhaut hat etwa die Gestalt eines Abschnittes einer dünnwandigen Hohlkugel, dessen eines nach dem Abdomen zu gelegenes Drittel durch eine ziemlich scharf nach innen einspringende, fast ebene Wand ersetzt ist (Fig. 12). In der dadurch gebildeten oberen Ecke setzt innen der Chitinstab an, der die Trommelhaut mit der Ansatzplatte des Muskels verbindet. Auf der Trommelhaut selbst fallen drei Arten von Verdickungsleisten auf. Von der Ansatzstelle des Muskels verläuft schräg nach unten auf dem fast ebenen Teile der Trommelhaut eine einzelne gewellte Verdickungsleiste, die etwa in halber Höhe der Trommelhaut scharf umbiegt und dadurch zum größten Teile die Stelle der Verbiegung der Membran bestimmt. Auf dem gewölbten Teile der Membran verlaufen einander ungefähr parallel etwa acht Hauptleisten, die sich in der Mitte verschmälern und gerade an dieser Stelle von ebensovielen Nebenleisten begleitet werden. Nach unten zu konvergieren diese Nebenleisten ein wenig gegen die Hauptleisten. Diese Eigentümlichkeiten bestimmen den weiteren Verlauf der Einknickung der Membran, wenn die Kontraktion des Muskels das Chitinstäbchen nach innen zieht. Wenn eine Verbiegung der Membran eingetreten ist, so bewirkt die Elastizität, die durch die Verdickungsleisten wie durch die Wölbung der Trommelhaut vergrößert wird, einen schnellen Ausgleich der Verbiegung, wahrscheinlich mit folgender geringer Verbiegung in entgegengesetzter Richtung. So pendelt die Membran offenbar so lange um die Gleichgewichtslage, bis die ursprüngliche Stellung wieder eingetreten ist oder eine neue Verbiegung einsetzt. Jeder Muskelkontraktion und der folgenden stärkeren Verbiegung der Membran entspricht offenbar ein Anschwellen, dem gedämpften Pendeln um die Gleichgewichtslage



Fig. 12.
Dorsoventraler Schnitt durch die Trommelhaut. (*l* = Leisten.)

ein Abflauen des Tones. So kommt das „Trommeln" der Cicaden zustande, von dem die Berichte erzählen (9; 5, S. 118—125).

II. Biologie und Psychologie der Lautäußerungen der Insekten.

Nicht minder mannigfach als die morphologische Beschaffenheit der Organe zur Lautäußerung scheint ihre biologische und psychologische Bedeutung für das Leben der Tiere zu sein. Zwar können wir auf die Frage nach dem Wozu der Töne nur mit Hypothesen antworten; doch hoffen wir, daß unsere Annahmen annehmbar sind.

Zweck- und sinnlos wäre es, jeden Ton oder jedes Geräusch mit dem Maße der Zweckmäßigkeit werten zu wollen. Treten diese Erscheinungen doch oft als rein mechanische Begleitung von Bewegungen der Beine, der Flügeldecken und der Flügel auf. So können sogar Töne zwecklos entstehen, und so sind offenbar die Flugtöne zwecklos entstanden und meist wohl auch heute noch zwecklos; so kann die in Zuständen gesteigerter Aktivität aus Luftsäcken oder Lungen herausgepreßte Luft klappen- oder bandartige Verschlüsse der Atemwege in tönende Schwingungen versetzt haben; so können die oft reihenweise angeordneten Erhöhungen auf den Chitinbedeckungen der Insekten, wenn sie bei einer schnellen Reflex- oder Schreckbewegung aneinander vorbeiglitten, Geräusche oder Töne hervorgerufen haben. So wird uns die Genese der Toninstrumente auch von diesem Standpunkt erklärlich.

Der bekannteste Zweck, den man den Lautäußerungen der Insekten unterlegt, ist der, daß sie dem Anlocken der Geschlechter zum Ergebnis der Paarung dienen. Dazu aber müßten die Tiere hören können. Da nun jedoch bei den meisten Insekten keine Gehörorgane nachgewiesen werden konnten, so scheint diese Annahme nicht brauchbar. Doch ist es wahrscheinlich, daß Töne von den Insekten wie von uns selbst auch auf andere Weise wahrgenommen werden können. Ist ein Ton nämlich intensiv genug, so kann er sich auch dem Tastsinn bemerkbar machen. Bei den Insekten möchte ich hierfür die Tracheenverästelungen wegen ihrer besonders feinen Wandungen in Anspruch nehmen.

Bei den Locustiden, Achetiden und Acridiiden bringt die Auffassung des Zirpens als Lockton in dieser Hinsicht keine Schwierigkeit, da ja die Ohren dieser Tiere bekannt sind. Bei Locustiden und Achetiden liegen sie an den Tibien der Vorderbeine dicht unter dem Kniegelenk, bei den Feldheuschrecken dagegen an dem ersten Hinterleibsringe und sind hier außerordentlich groß.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Käfern. Hier sind Gehörorgane nicht nachgewiesen, und doch kommen Töne vor, die wir als Locktöne ansehen müssen. Die Totenuhren (*Anobium* spec.) und Borkenkäfer (Bostrychiden) locken sich offenbar durch ihr Klopfen an, ja sie antworten auch auf andere Klopfgeräusche und gehen der Richtung der Geräusche nach. Aber diese Tierchen leben in einem sehr gut schalleitenden Medium. Wir können daher wohl an eine Schallwahrnehmung durch den Tastsinn denken. Von den Stridulationstönen möchte ich als Lockrufe nur die von solchen Curculioniden hervorgebrachten Töne ansehen, die im Innern von Pflanzen leben. Im allgemeinen aber dienen die Stridulationstöne der Käfer nicht zum Anlocken. Die Geschlechter haben nämlich etwa gleichmäßig entwickelte Organe zur Lautäußerung, ferner stridulieren sie so leise, daß die Töne nur auf etwa 2—3 m vom menschlichen Ohre zu hören sind, und schließlich lassen sie den Ton nicht hören, wenn sie nicht beunruhigt werden.

Bei staatenbildenden Ameisen brauchen Töne zur Verständigung nicht so laut zu sein wie bei einzellebenden Tieren. Da jedoch der Stridulationston wahrscheinlich nur dann erschallt, wenn dem Ameisenstaate Gefahr droht oder ein großes Beutestück zu bewältigen ist, wozu die Hilfe vieler nötig wird, so fassen wir ihn am besten als Hilferuf auf. Dafür spricht auch die Beobachtung, daß nicht gesellig lebende Ameisen ihren an sich lauteren Ton nur dann erschallen lassen, wenn sie in Gefahr sind.

Die Stridulationstöne in der Ordnung der Hemiptera-Heteroptera scheinen hauptsächlich als Locktöne zu dienen. Die Reduviiden lassen ihn zur Nachtzeit in Wohnungen hören, also unter solchen Umständen, daß wir den lauten Ton zwanglos als Lockton ansprechen können. Da bei den in und auf dem Wasser lebenden Hemipteren der Ton sehr laut ist, da außerdem der ausgeprägte Apparat nur den Tieren männlichen Geschlechts zukommt und der Ton auch dann zu hören ist, wenn die Tiere nicht beunruhigt werden, so dürfte auch hier die Deutung zutreffend sein, daß wir es mit einem Lockton zu tun haben.

Mit dieser Annahme aber kommen wir nicht aus, wenn es sich darum handelt, die Bedeutung der Töne unter den Orthopteren zu ergründen. Die Acridier z. B. sind auf Wiesen so dicht beieinander und zirpen so andauernd und unbekümmert um die vorbeihüpfenden Weibchen, daß man nicht annehmen darf, sie wollten sich durch ihr Zirpen aufsuchen. Andererseits hören sie zumeist damit auf, wenn eine Wolke die Sonne verbirgt. Dasselbe besagen eingehendere Beobachtungen über die Locustiden. So beginnt der *Decticus* in den heißesten Tagesstunden zu zirpen, ohne daß sein Konzert auf die ♀♀ viel Einfluß zu haben scheint. Bisweilen fallen einige andere ♂♂ ein. Doch verharren die ♀♀ immer noch anscheinend gleichgültig. Das Zirpen schwillt dabei zeitweise stark an und dauert so lange, daß es zu einem anhaltenden schwirrenden Rauschen wie von einem Spinnrade wird. Verbirgt sich die Sonne indes, so schweigt plötzlich der Chor. Wenn dann zu Ende des August die eigentliche Paarungszeit des *Decticus* beginnt, dann läßt das Zirpen nach und ertönt nur gelegentlich, wenn sich die Geschlechter gefunden haben, bald mehr, bald weniger laut und anhaltend. Nach der Hervorstülpung des Spermatophors scheint das ♂ sehr erschöpft; bald aber erholt es sich und fängt von neuem an zu zirpen, anfangs leise, bald aber ebenso laut wie vor der Paarung. Erst etwa 14 Tage später erlischt das Zirpen (10). Ein ähnliches Verhalten läßt sich leicht bei der *Locusta* beobachten. — Was bedeutet das Zirpen, wenn sich die Geschlechter bereits gefunden haben, was, wenn die Paarung schon vorüber, wenn die Kräfte der ♂♂ erschöpft sind und sie auf vorüberhüpfende ♀♀ nicht mehr achten? — Die Töne mögen sonst zum Anlocken dienen, hier gewiß nicht! Wir meinen, daß das Zirpen eine primitive Kunst der Tierchen ist und also zur Steigerung der tierischen Lebenslust dient. Ist doch die Musik die physiologischste, die unwiderstehlichste Kunst, deren Zauber schon bei einem Minimum von Intellekt zu spüren ist. Schließlich ist das Konzert der Saltatoria z. T. nicht unwirksam. Die von einigen Locustiden hervorgebrachten Geräusche — schreibt Darwin (1, S. 321 bis 322) — sind so laut, daß sie während der Nacht in der Entfernung einer englischen Meile gehört werden, und die von gewissen Spezies hervorgebrachten Laute sind selbst für das menschliche Ohr nicht unmusikalisch, so daß sie die Indianer am Amazonenstrom in Käfigen von geflochtenen Weiden halten.

Von den Grillen hat man Töne unter sehr verschiedenen Umständen gehört. In der Regel wird ihr Zirpen als Lockruf bezeichnet. Offenbar aber hat es nicht nur diesen Zweck. Warum sollten sonst die ♂♂ stundenlang zirpen, während die ♀♀ in hinreichender Anzahl herumlaufen? Gelegentlich hört man Töne von Grillen in dem Augenblick, wo man sie fängt oder töten will. Es scheint also, daß im Tone allgemein eine starke Erregung zum Ausdruck kommt — Paarungseifer, Lebensfreude oder Angst.

Cicaden-♂♂ locken, wie viele Beobachtungen besagen, die ♀♀ durch ihr „Trommeln" an und versammeln sie um sich. Fritz Müller gibt an, einem musikalischen Wettstreit mehrerer Cicaden beigewohnt zu haben; sobald das eine seinen Gesang beendet hatte, fing ein anderes an, und so weiter. Doch scheinen diese Deutungen den Tatsachen nicht ganz gerecht zu werden: Im Tropenwalde soll man sich oft wegen des Lärmens der Cicaden auf größere Entfernungen kaum verständlich machen können; die Tierchen scheinen also gleichfalls am Musizieren Gefallen zu finden.

Alle diese Insekten, von deren Tönen wir bisher sprachen, zirpen oder trommeln laut; dazu sind die Tonwerkzeuge auf die ♂♂ beschränkt oder — mit wenigen Ausnahmen — bei den männlichen Tieren höher entwickelt. Diesen steht eine große Gruppe gegenüber, in der die Töne leiser sind, ferner nur dann erschallen, wenn die Tiere beunruhigt werden, und wo schließlich die Tonwerkzeuge bei beiden Geschlechtern in gleicher Vollkommenheit zu finden sind. Hierher gehören fast alle Stridulationslaute bei Käfern, bei Schmetterlingen und deren Larven. Von einem gegenseitigen Aufsuchen kann keine Rede sein, da die Tiere selbst auf starke Schalleindrücke nicht reagieren und es auch z. T. keinen Zweck hätte, daß sie sich finden — ich meine die Larven. Weiter geht es nicht an, die Töne als indifferente Gefühlsäußerungen anzusehen; denn wie wollte man sich dann das Zustandekommen so komplizierter Apparate erklären, wie es die Stridulationsorgane sind? Es scheint mir daher nur die eine Annahme übrigzubleiben, daß die Töne Abwehrmaßregeln gegen die hauptsächlichsten Feinde der stridulierenden Insekten sind. Zwar stehen uns keine direkten Beobachtungen rechtfertigend zur Seite; doch ist es so unwahrscheinlich nicht, daß Vögel, Eidechsen usw. durch das Unerwartete der Töne erschreckt werden, ähnlich wie sich dies bei auffallender Färbung gezeigt hat. Von höheren Tieren sind parallele Fälle bekannt: Es wurde wiederholt beobachtet, daß Hunde, ja sogar Wölfe durch Schreiweinen von Kindern veranlaßt wurden, von ihnen abzulassen. In gewissen Fällen geht sogar eine Schrecktonäußerung mit der Annahme einer sogenannten Schreckstellung Hand in Hand: Der Totenkopf nimmt, wenn er seinen Ton hören läßt, stets eine eigenartige Stellung ein; er spreizt die Flügel so weit, daß die hellgelben, schwarz gebänderten Unterflügel sichtbar werden, und bewegt den Körper wippend auf und ab. Ähnlich verhalten sich der Windenschwärmer, die Tagpfauenaugen u. a. Schmetterlinge (5, S. 168—175).

Wirksam benutzen nach Bach (3, S. 51) die Bombardierkäfer ihr Schußexperiment, um sich ihrer Hauptfeinde, der großen Caraben der Gattung *Calosoma*, zu erwehren. Zu der Knallwirkung kommt in diesem Falle offenbar noch der unangenehme Geruch des bei der Explosion verpuffenden Sekretes hinzu.

Literaturverzeichnis.

1. Darwin, Charles. „Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl.“ Übersetzt von J. V. Carus, Stuttgart. 1902. VI. Aufl.
2. Landois, H. „Tierstimmen.“ Freiburg i. Br. 1874.
3. Bach, M. „Die Wunder der Insektenwelt.“ Soest 1870.
4. Haller, G. „Über einige bis jetzt weniger bekannte Tonapparate der Insekten.“ Der Zool. Garten. Frankfurt a. M. 1874. S. 106–110.
5. Prochnow, Oskar. „Die Lautapparate der Insekten.“ Berlin 1908.
6. Karny, H. „Über das Schnarren der Heuschrecken.“ Stett. Entomol. Zeitung. 1908. Bd. 69. S. 112–119.
7. Kreidl, A., u. Regen, J. „Physiologische Untersuchungen über Tierstimmen.“ Sitzungsber. d. K. k. Akad. d. Wiss. zu Wien, M.-N. Klasse, 114. Abteilg. 3, 1905. S. 57–81.
8. Gillmer, M. „Etwas über die Stimme des Totenkopfes.“ Ent. Zeitschr. 1903, S. 94.
9. Mayer, Paul. „Der Tonapparat der Cicaden.“ Zeitschr. f. wiss. Zool. XXVIII. Leipzig 1877.
10. Fabre, J. H. „Lebensgewohnheiten des weißgestirnten *Decticus*.“ Kosmos. Stuttgart 1905. S. 104–114.

(Weitere Literaturangaben finden sich in den Büchern unter 2 und 5.)

Zweites Kapitel.

Nervensystem.

Von Prof. **Dr. P. Deegener**, Berlin.

Inhaltsübersicht.

I. Allgemeiner Bau des Zentralnervensystems.

Das Nervensystem der Insekten (Fig. 39) besteht aus einer verschiedenen Anzahl paariger, an der Ventralseite gelegener Ganglienknoten, welche durch quer (Kommissuren) und längs (Konnektive) verlaufende Nervenstränge derart miteinander in Verbindung stehen, daß die (primäre) Form einer Strickleiter zustande kommt. Während die Mehrzahl der Ganglien mit ihren Kommissuren und Konnektiven median unter dem Darm gelegen ist, liegt nur der vorderste Ganglienkomplex dorsal über oder vor dem Vorderende des Stomodaeums; man bezeichnet diesen schon durch seine Lage vorn im Kopf ausgezeichneten Abschnitt der Nervenkette als Cerebral- oder Gehirnganglion (Protencephalum). Da schon der zweite Ganglienkomplex ventralwärts vom Darm liegt, müssen das rechte und linke Konnektiv, um die Verbindung zwischen ihm und dem Cerebralganglion herstellen zu können, den Schlund umgreifen. Hierdurch entsteht der sogenannte Schlundring, welcher an der Dorsalseite des Vorderdarmes von dem Supraoesophagealganglion oder Gehirn, rechts und links von den Konnektiven und ventral vom Suboesophagealganglion (Gnathencephalum) gebildet wird. An das untere Schlundganglion schließt sich dann die fortlaufende ventrale Nervenkette an, deren Zentren ursprünglich derart angeordnet gewesen sein

dürften, daß jedem Segmente ein Doppelknoten eigen war. Die segmentale Gliederung oder Metamerie des Insektenkörpers wird also von dem Nervensystem mehr oder minder genau wiederholt; immer aber bleibt die Anzahl der Ganglienknoten hinter der der Körpersegmente zurück, indem eine mehr oder minder weitgehende Konzentration der Bauchkette durch Verschmelzung hintereinander gelegener, primärer Doppelknoten eintritt oder deren eine Anzahl ganz verschwindet, um funktionell durch die erhalten gebliebenen ersetzt zu werden.

Fig. 39. Links: Nervensystem einer jungen Raupe von *Cossus cossus* L.; rechts: Nervensystem von *Hepialus humuli* L. (Nach Brandt aus Rebel 1910.)

Dieselbe Gliederung, welche uns gestattet, am Körper der Insekten drei Abschnitte als Kopf, Thorax und Abdomen zu unterscheiden, spricht sich auch bei der Differenzierung der Nervenkette aus. Das obere und untere Schlundganglion, also der ganze Schlundring, gehören ursprünglich dem Kopfe an, und dieser stellt ihr Innervationsgebiet dar.

An relativer Größe übertrifft das Gehirn der Insekten und namentlich der psychisch höchststehenden Hymenopteren das der übrigen Arthropoden erheblich. Diese Vergrößerung beruht einmal auf einer Massenzunahme des Cerebralganglions, kann aber auch durch eine Verschmelzung mit dem unteren Schlundganglion herbeigeführt werden; im letzteren Falle verschwinden die gesonderten Konnektive, und der Schlundring besteht aus einer einheitlichen nervösen Masse (Rhynchota pr. p., Diptera, Lepidoptera, Larven der Tenthrediniden und Vespiden).

Auf den Thorax entfallen ursprünglich drei gangliöse Doppelknoten, deren oft beträchtliche Größe auf ihre Funktion zurückzuführen ist; denn die Thoraxextremitäten und Flügel werden durch sie mit Nerven versorgt. — Die kleinsten und in ihrer Anzahl variabelsten Nervenknoten gehören der abdominalen Bauchkette an.

Der rechte und linke Ganglienknoten jedes Segmentes stehen primär durch zwei Kommissuren (eine vordere und eine hintere) miteinander in querer Verbindung. Dieses ursprüngliche, auch bei den Embryonen (Fig. 40) deutliche Verhalten verwischt sich in manchen Fällen stark; weil sich die beiden rechts und links von der Symmetrieebene

gelegenen Ganglienknoten einander median bis zur Berührung und Verschmelzung nähern, erscheinen sie bei äußerer Betrachtung unpaar. Die quere sowie die longitudinale Verschmelzung der primären Doppelknoten gibt also dem ursprünglich einfacheren Schema der Nervenkette eine mehr oder minder stark veränderte, sekundäre Form, welche jedoch stets auf die einfache phylogenetische Gestalt zurückgeführt werden kann. — Bei *Oryctes* fehlen beispielsweise die Querkommissuren zwischen den Ganglienknoten und sind durch außerordentlich zahlreiche Querfaserbündel ersetzt, welche ihren Ursprung weder aus einer zentralen Punktsubstanz, noch aus einer peripheren Ganglienmasse nehmen, sondern nur Fortsätze der nach hinten an Dicke abnehmenden Längsfaserzüge sind, welche sich durch die Schlundkonnektive bis zum Cerebralganglion verfolgen lassen (Michels 1880).

Im allgemeinen gilt der Satz, daß nicht nur bei den Embryonen, sondern auch bei den Jugendformen und Larven der Insekten das Nervensystem in einfacherer d. h. ursprünglicherer Form entwickelt ist, einer Form, von welcher sich die imaginale Bauchkette oft weit entfernt. Wir werden indessen auch Fälle kennen lernen, in welchen das Nervensystem der Larve eine weitergehende sekundäre Umgestaltung erfahren hat als das der erwachsenen Form.

Fig. 40.

Zentralnervensystem eines Embryos von *Mantis*. Hellgrau die Nervenzellenschicht, dunkelgrau die Nervenfaserschicht. Vergr. (Nach Viallanes aus Henneguy 1904.)

*lp*¹ erstor Protocerebrallobus *me* äußere Markmasse; *lg* Ganglienplatte; *fpr* postretinale Fasern; *lp*² zweiter Protocerebrallobus; *mi* innere Markmasse; *lp*³ dritter Protocerebrallobus; *ldc* Deutocerebrallobus; *ltc* Tritocerebrallobus; *ctc* Tritocerebralcommissur; *gf* Ganglion frontale; *gv*² zweites unpaares Visceralganglion; *ni* unpaarer Visceralnerv; *md* Ganglion mandibulare; *mx*¹ Ganglion maxillare; *mx*² Ganglion labiale; *th*¹,²,³ die drei thorakalen Ganglienpaare; *ab*¹—*ab*⁹ erstes bis neuntes Abdominalganglienpaar; *a* After.

Die beiden oder die drei letzten abdominalen Doppelknoten sind fast immer miteinander verschmolzen und bilden dann zusammen ein mehr oder minder stark vergrößertes Endganglion der gesamten Bauchkette. Häufig findet auch eine Verschmelzung der thorakalen Ganglien statt, so daß dann entweder nur zwei oder schließlich nur ein einziges Ganglion von sehr beträchtlicher Größe im Mesothorax gefunden wird (manche Neuropteren, Dipteren, Lepidopteren, Coleopteren, Hymenopteren, Rhynchoten). — Auch die Ganglien der drei Hauptabschnitte des Körpers können miteinander verschmelzen: die des Kopfes mit denen des Thorax, die des Thorax mit denen des Abdomens, bis schließlich eine soweit gehende Konzentration eintritt, wie man sie bei *Rhizotrogus*, *Ranatra* usw. beobachtet, bei welchen die ganze Bauchkette nur noch durch eine einzige Ganglienmasse repräsentiert wird. Der Grad der Verschmelzung der Doppelknoten untereinander ist nicht nur je nach der systematischen Stellung verschieden, sondern kann auch mit dem Geschlecht der Tiere wechseln.

Aus dem Gehirn entspringen die Nerven für die Hauptsinnesorgane: der Sehnerv (Nervus opticus), der (rechte und linke) Antennennerv (N. antennalis oder olfactorius) sowie der N. antennalis accessorius; der Oberlippennerv (N. labralis). Die Nerven der Mundgliedmaßen wurzeln in dem unteren Schlundganglion (N. mandibularis, maxillaris, labialis). Das Gehirn ist um so größer, je besser die Komplexaugen entwickelt sind; seine Gesamtgröße steht also in keinem direkten Verhältnis zum Intellekt (vgl. Fig. 41 und 42).

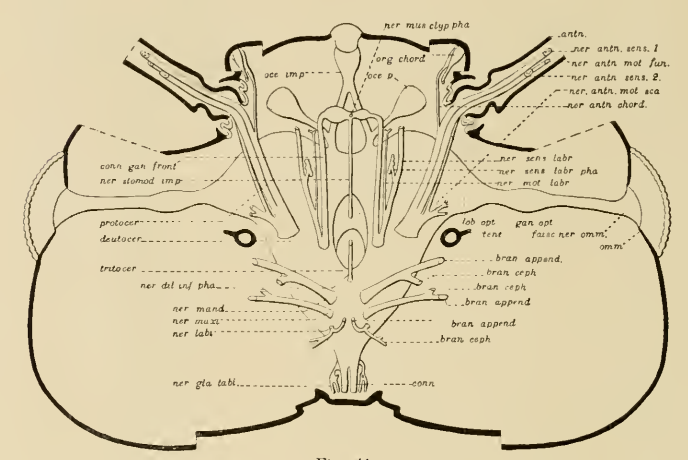


Fig. 41.

Rekonstruktion des Gehirns und der Gehirnnerven von *Lasius niger* ♀.
(Janet 1905.)

conn. gan. front. Connective des Ganglion frontale; *ner. stomod. imp.* Nervus recurrens; *protocer.* Protocerebrum; *deutocer.* Deuterocerebrum; *tritocer.* Tritocerebrum; *ner. dil. inf. pha* Nerv des Musculus dilatator inferior pharyngis; *ner. mand.* Mandibularnerv; *ner. maxi.* Maxillarnerv; *ner. labi.* Labialnerv; *ner. gla. labi* Labialdrüsennerv; *conn.* Connective; *bran. ceph.*, *bran. append.* zwei Äste der Nerven eines Kopfsegmentes (des Labialnervs, Maxillar- und Mandibularnervs); *tent.* Tentorium; *lob. opt.* Lobus opticus; *gan. opt.* Ganglion opticum; *faisc. ner. omm.* Nervenbündel der Ommatidien; *omm.* Ommatidion; *ner. mot. labr.* motorischer Nerv des Musculus adductor labri; *ner. sens. labr. pha.* sensibler Nerv der protocerebralen Pharynxportion; *ner. sens. labr.* sensibler Nerv des Labrums; *ner. antn. chord.* Nerv des antennalen Chordotonalorgans; *ner. antn. mot. sca.* motorischer Antennennerv für die Muskulatur des Scapus; *ner. antn. sens. 2.* Sinnesnerv der Antenne (wahrscheinl. N. olfactorius); *ner. antn. mot. fun.* motorischer Antennennerv für die Muskulatur des Funiculus; *ner. ant. sens. 1.* Sensibler Antennennerv (Hörnerv?); *antn.* Antenne; *ner. mus. clyp. pha.* motorischer Nerv der Clypeopharyngealmuskeln; *org. chord.* Chordotonalorgan; *oce. p.* paariger Ocellus; *oce. imp.* unpaarer Ocellus.

Die Ganglien des Bauchstranges entsenden Nerven zu der Muskulatur der Haut und des Körperstammes und seiner Anhänge (Extremitäten, Flügel). Hinsichtlich der Anzahl dieser Nerven herrscht insofern Verschiedenheit, als aus jedem Ganglion 1—3 entspringen können.

Viscerales Nervensystem.

Bei zahlreichen Insekten ist von vielen Autoren ein wohlentwickeltes viscerales Nervensystem nachgewiesen worden, welches folgende Zusammensetzung zeigt (Fig. 43):

1. Das Ganglion frontale, welches vor dem Gehirn und dorsal vom Vorderdarm liegt und mit dem Gehirn durch zwei Nervenstränge

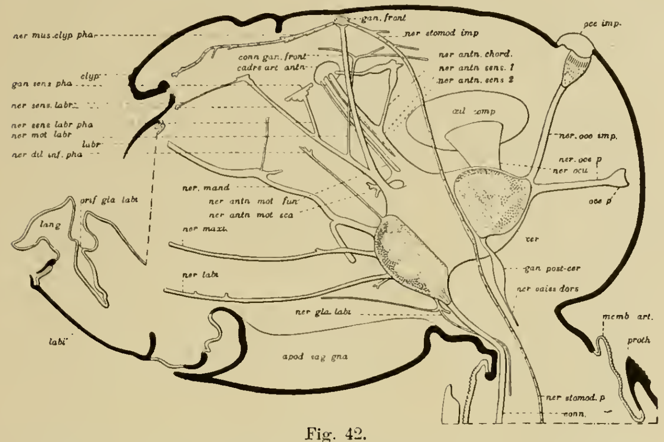


Fig. 42.

Rekonstruktion des Gehirns und seiner Nerven von *Lasius niger* L. ♀ in seitlicher Ansicht. (Janet 1905.)

ner. mus. clyp. pha. Nerv der Clypeopharyngealmuskeln; *clyp.* Clypeus; *gan. sens. pha.* Ganglion der Sinnesorgane des Pharynx; *ner. sens. labr. pha.* sensibler Nerv der Protocerebralregion des Pharynx: *ner. mot. labr.* Nerv des Musc. adductor labri; *labr.* Labrum; *ner. dil. inf. pha.* Nerv des Musc. dilatator inferior pharyngis; *orif. gla. labi.* Mündung der Labialdrüse; *lang* Zunge; *labi.* Labium; *apod. sag. gna.* sagittales Gnathalopodem; *ner. gla. labi.* Labialdrüsennerv; *ner. labi.* Labialnerv; *ner. maxi.* Maxillarnerv; *ner. antn. mot. sca.* Nerv der Muskeln des Scapus; *ner. antn. mot. fun.* Nerv der Muskulatur des Funiculus; *ner. mand.* Nervus mandibularis; *cadre. art. antn.* Insertionsramen der Antenne; *conn. gan. front.* Connectiv des Ganglion frontale; *gan. front.* Ganglion frontale; *ner. stomod. imp.* unpaarer Nervus recurrens; *ner. antn. chord.* Nerv des antennalen Chordotonalorgans; *ner. antn. sens. 1.* Sensibler Antennennerv (Hörnerv?): *ner. antn. sens. 2.* Nervus olfactorius; *œil. comp.* Complexauge; *oce. imp.* unpaarer Ocellus, *ner. oce. imp.* dessen Nerv; *ner. oce. p.* Nerv des paarigen Ocellus (*oce. p.*); *ner. ocu.* Nervus opticus; *cer* Gehirn; *gan. post. cer.* Ganglion fusiforme; *ner. vaiss. dors.* Nerv des Rückengefäßes; *memb. art.* Gelenkmembran; *proth.* Prothorax; *ner. stomod. p.* paariger Abschnitt des Nervus recurrens; *conn.* Connectiv.

in Verbindung steht, welche in das Tritocerebrum (vgl. den feineren Gehirnbau!) eintreten. Von dem Frontalganglion entspringt der Nervus recurrens, der als unpaarer Strang nach hinten ziehend zwischen dem Gehirn und Vorderdarm hindurchtritt und auf der Dorsalseite des Darmes analwärts verlaufend zu einem (oder einigen) Nervenknötchen anschwillt (Ganglion occipitale). Dieses frontale oder unpaare Nervensystem versorgt den Mitteldarm und die Speicheldrüsen (Hofer).

Fig. 43.

Schlundring einer Lepidopterenraupe; schematisch, vergr. (Nach Liénard aus Henneguy 1904.)

gs Cerebralganglion; *gi* Unterschlundganglion; *cms* Schlundconnectiv; *noe* Transversalcommissur; *no* Nervus opticus; *nt* Nervus antennalis; *ng* unpaarer Sympathicus; *gfr* Ganglion frontale; *vc* rechter Strang des paarigen Sympathicus, *gvc* dessen Ganglion; *cm* Connectiv zum ersten Thoraxganglion; *oe* Oesophagus.

Zum unpaaren Eingeweidenervensystem von *Blatta* gehören nach Koestler (1883): 1. das Ganglion frontale; 2. der auf dem Ösophagus

und Kropfe verlaufende Nerv; 3. das dreieckige große Ganglion auf dem Kropfe; 4. die beiden von diesem ausgehenden, starken Nerven, in deren Verlauf jederseits ein Nebenganglion eingeschaltet ist. — Das Ganglion frontale liegt unmittelbar hinter dem Munde dem Ösophagus (Pharynx) auf, hat herzförmige Gestalt und besitzt eine zentrale Punktsubstanz, in welche von den drei Ecken her Fibrillen eintreten, die sich mannigfach kreuzen und verschlingen. Die Leydigsche Punktsubstanz ist von einer Ganglienzellenschicht umgeben, die von einer Stützsubstanz durchzogen wird. Die Ganglienzellen haben kuglige oder birnenförmige Gestalt, sind von sehr beträchtlicher Größe und erscheinen vorwiegend unipolar. Von dem das Ganglion einscheidenden Neurilemma (Neuropleura) ziehen sich feine bindegewebige Stränge nach allen Seiten als Suspensorien des Nervenknotens aus. — Vom Ganglion frontale gehen zwei Nerven zur Oberlippe; es innerviert die ganze Clypeopharyngealmuskulatur und alle Dilatatoren der oberen Pharynxwand. Der N. recurrens (oder stomentericus, Janet) ist anfangs unpaar und teilt sich nach dem Durchtritt durch das Kropfganglion in zwei Äste, welche das Stomodaeum bis zu seinem oralen Ende begleiten (*Lasius niger* L.; Janet 1905). — Übrigens sollen sich die Oberlippennerven bei vielen Insekten von den Cerebrofrontalkonnektiven abzweigen (Blanchard 1846, Brand 1880, Michels 1880, Mordwilko 1895); außerdem aber treten noch Nerven aus dem Ganglion frontale zur Oberlippe (Mordwilko 1895). Nach Hofer (1887) entspringen aus dem G. frontale mehrere in ihrem Auftreten nicht ganz konstante Nerven (Fig. 44): regelmäßig verläuft aus der Mitte der vorderen Fläche ein Nerv zur Oberlippe (Newton, Hofer); ganz seitlich von ihm und fast schon mehr aus den Cerebrofrontalkonnektiven entspringen zwei sehr kurze, symmetrisch gelagerte Wurzeln, welche durch einen quer und parallel zur vorderen Fläche des G. frontale verlaufenden Nerv verbunden werden und weiterhin die Richtung zur Oberlippe einschlagen. Aus den Seitenflächen nehmen zwei sehr feine, gelegentlich fehlende Nervenstämmchen ihren Ursprung, um sich in die Wand des Ösophagus einzusenken. Aus der hinteren unteren Fläche tritt der Nervus recurrens aus.

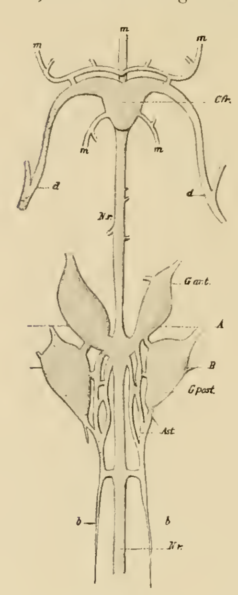


Fig. 44.
Oberer Teil des unpaaren und paarigen Eingeweidenervensystems von *Periplaneta orientalis* L.; vergr. (Hofer 1887.)

Gfr Ganglion frontale; *d* Verbindungsnerven zur Hirnkommissur; *Nr* Nervus recurrens; *m* vom Frontalganglion ausgehende Nerven; *G. ant.* vorderes Eingeweideganglienpaar; *G. post.* hinteres Eingeweideganglienpaar; *Ast* Anastomosen zwischen Nervus recurrens und paarigen Ganglien *bb* Speicheldrüsennerven. — (*A* u. *B* Bezeichnung der Lage hier nicht wiedergegebener Schnitte.)

Nach Holste (1910) entsendet bei *Dytiscus* das G. frontale einen zarten Nerven, der sich bald auf dem Musculus compressor pharyngis verzweigt und zusammen mit zwei Ästchen des Oberlippennerven eine Art Nervenplatte bildet (Plexus praefrontalis, Holste; vgl. Fig. 50). Von

ihr aus verteilen sich die zarten Nervenfäden auf die Dilatatoren und Kompressoren des Pharynx.

Nach hinten entspringt aus dem G. frontale der Nervus stomatogastricus (= N. recurrens), der in seinem Verlauf unter dem oberen Schlundganglion hindurch auf dem Ösophagus allmählich aus seiner ursprünglich medianen Lage die linke Seite des Ösophagus gewinnt, um schließlich in das Ganglion ventriculare einzutreten. Von diesem ziehen zwei Nerven unter äußerst feiner Verzweigung zum Proventriculus und Mitteldarm. Der N. stomatogastricus entsendet in seinem ganzen Verlaufe zahlreiche Nerven an den Ösophagus und wird nach hinten merklich kräftiger. Ein Paar seiner Äste liegt zwischen dem G. frontale und oberen Schlundganglion; jeder Ast zieht quer über den Ösophagus, biegt, dessen seitliche Mittellinie erreichend, in rechtem Winkel nach hinten um und dringt parallel dem Schlundmagennerven (N. recurrens) zwischen Gehirn und Ösophagus bis an die mediane Seite des Gefäßganglions, mit dem er sich zu verbinden scheint. Ein anderes Paar entspringt dem N. stomatogastricus dicht hinter dem oberen Schlundganglion in der Höhe der Gefäßganglien, mit denen sie sich nicht (gegen Blanchard) verbinden. Eine ganglióse Anschwellung (G. hypocerebrale) des N. stomatogastricus existiert hier (im Gegensatze zu anderen Insekten, wie z. B. *Melolontha*) nicht (Holste 1910).

Das Kropfganglion von *Periplaneta* wendet seine Spitze dem Kopf, seine Basis dem After zu. Sein feinerer Bau wiederholt im wesentlichen die für das G. frontale geschilderten Verhältnisse. Von seinen beiden der Basis anliegenden Ecken geht je ein Nerv aus; beide verlaufen in schräger Richtung um den Kropf, um auf den Proventriculus übertretend auf dessen Unterseite zu endigen, nachdem sie sich zuvor in zwei kleine Äste gespalten haben. Unmittelbar vor oder auf dem Proventriculus schwillt jeder Nerv zu einem kleinen, länglichen Ganglion an (Koester 1883). Pierantoni (1900) beschreibt noch zwei bisher nicht bekannte Nervenpaare, welche vom Kropfganglion unten ausgehen; das eine Paar versorgt die Kropfwand, das andere (innere) Paar die Musculi retractores des Kropfes.

Das ganze beschriebene Nervensystem ist bei den jungen Tieren stärker entwickelt als bei den erwachsenen. Das unpaare System soll bei Coleopteren, Lepidopteren und Odonaten, das paarige bei Heuschrecken und Grillen stärker entwickelt sein[1]).

2. Das paarige System. Jeder der beiden Stränge des paarigen Systems (Nervi pharyngeales) durchsetzt 1—2 Ganglien, welche zur Respiration und Zirkulation in Beziehung stehen sollen, indem aus dem vorderen Fasern zur Aorta und zum Herzen, aus dem hinteren Fasern zu den Kopftracheen austreten. Nach Pierantoni (1900, 1901) liegen die Ganglien des zweiten Paares lateral vom Ösophagus, sind sphärisch und versorgen die Speicheldrüsen; sie stehen mit dem Prothorakalganglion durch zwei sehr feine Nerven in Verbindung. — Bei *Periplaneta* besteht nach Hofer (1887) das paarige sympathische Nervensystem aus zwei Paaren hintereinander liegender Ganglien von etwa zwiebelförmiger Gestalt; sie liegen symmetrisch beiderseits vom N. recurrens, das vordere ist vom oberen Schlundganglion noch bedeckt, das hintere, in der Regel größere ragt unter ihm hervor. Das vordere Ganglienpaar

---

[1]) Bei *Acherontia* ist nach Cattie (1881) das „Vagussystem“ nur aus dem G. frontale und dem N. recurrens zusammengesetzt

setzt sich durch eine breite Brücke direkt mit dem N. recurrens in Verbindung; das zweite Paar hängt nur indirekt mit ihm zusammen durch zwei Längsstämme, welche wieder untereinander sowie mit dem N. recurrens und dem hinteren Ganglienpaar durch Quernerven verbunden sind (Fig. 44); beide Paare sind untereinander durch einen Nervenstamm verbunden. Das hintere Ganglienpaar verjüngt sich einerseits nach dem Kopfe zu in einen Nervenstamm, welcher den Ösophagus versorgt, andererseits sendet es einen langen Ausläufer analwärts über den Ösophagus, welcher sich mit den Speicheldrüsen in Verbindung setzt. Ein oraler Nerv des vorderen Ganglions setzt dieses mit dem Gehirn in Verbindung. Man kann diese beiden Ganglien als G. pharyngea und allata unterscheiden. Sie entbehren nach Koestler (1883) der Punktsubstanz und bestehen nur aus Nervenzellen.

Das paarige System fehlt bei *Acherontia* nach Cattie (1881) ebenso wie das große Ganglion der Magengegend. — Nach Hammar (1908) besteht das paarige System bei der Larve von *Corydalis cornuta* L. aus zwei kleinen, seitlich vom Ösophagus gelegenen Ganglien, welche weder untereinander noch mit dem unpaaren System in Verbindung stehen, aber mit dem Cerebralganglion durch zwei Nervenpaare verbunden sind.

Bei *Dytiscus marginalis* L. bilden die zuerst von Lyonnet entdeckten Ganglien des Rückengefäßes das erste Paar des paarigen sympathischen Nervensystems und sind viel schwächer entwickelt als bei *Melolontha vulgaris* Fabr. Ihre Form ist wenig scharf umrissen, und sie gleichen mehr einem bandfömigen Nervenpolster. Sie entspringen jederseits dem Hinterrande des oberen Schlundganglions und liegen dem Dorsalgefäß direkt auf, welches sie innervieren. Die Verbindung zwischen beiden ist so innig, daß sie schwer zu lösen ist. — Am hinteren Teil ihrer Innenseite entsenden diese Ganglien einen sehr zarten Ast, der sich zwischen den Dilatatoren des Ösophagus verliert. Sie treten mit dem Schlundmagennerv durch einen feinen Nervenfaden in Verbindung und entsenden an ihrer Außenseite einen kräftigen Nerven, welcher unter dem Augennerv schräg nach vorn zieht und mit einem Aste des Maxillarnerven verschmilzt, nachdem er zuvor eine kleine ganglióse Anschwellung gebildet hat. Ein nach Straus-Dürckheim aus dem Gefäßganglion von *Melolontha* austretender Ast, der mit dem N. opticus und mandibularis in Verbindung tritt, wurde von Holste bei *Dytiscus* nicht gefunden.

Das von Straus-Dürckheim und Brandt entdeckte zweite sympathische Ganglienpaar, die Tracheenganglien, heben sich bei *Dytiscus* von den Ganglien des Rückengefäßes hinten als etwas länglich kuglige, dem Ösophagus angedrückte Knoten scharf ab. Sie sind an der Seitenwand des Ösophagus schräg nach unten und hinten gerichtet, daher ihre unteren Teile einander genähert sind, ohne daß jedoch eine Verbindung zwischen ihnen besteht. Sie innervieren den ihnen unmittelbar anliegenden, starken Tracheenast (Holste 1910).

Nach Burmeister (1832) u. a. tritt bei starker Entwicklung des paarigen Systems das unpaare mehr zurück, und umgekehrt.

Der älteren Auffassung der paarigen sympathischen Ganglien sind neuerdings Heymons und de Sinéty entgegengetreten und haben wahrscheinlich gemacht, daß es sich in jenen gar nicht um den übrigen sympath. Ganglien gleichwertige Bildungen handelt. Heymons (1899) fand bei *Bacillus rossii* F. folgende Verhältnisse: der Ursprung des paarigen Eingeweidenervensystems befindet sich an der ventralen Fläche des

Gehirns, dort, wo Protencephalum und Deuterencephalum in einander übergehen. Die paarigen Nervi pharyngeales fassen nach hinten

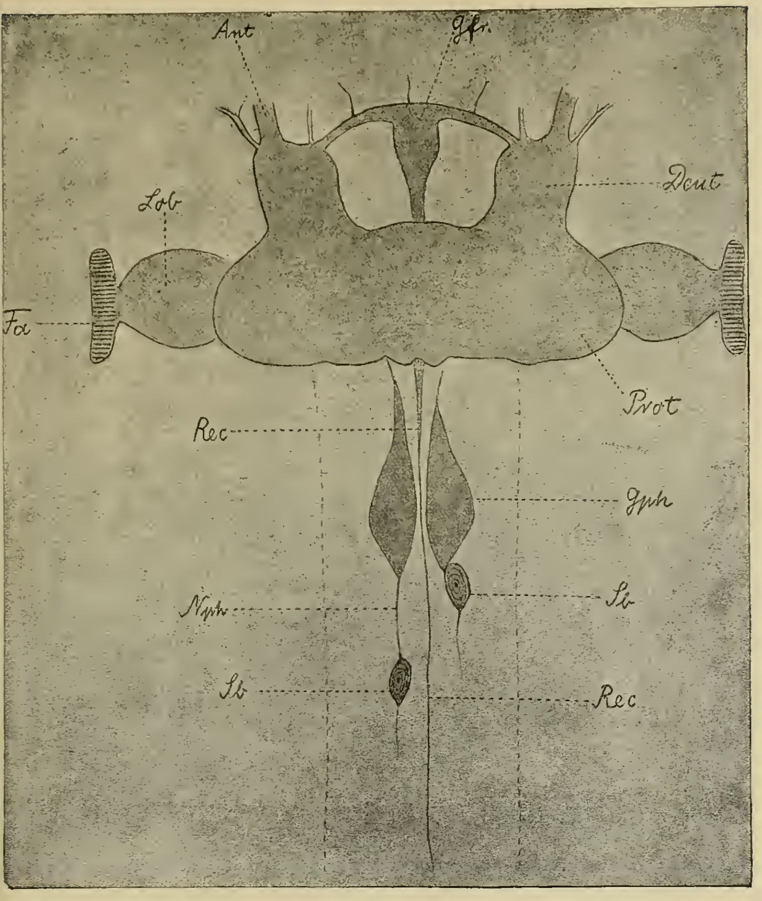


Fig. 45.
Gehirn und Eingeweidenervensystem von *Bacillus rossii* F., vergr.
(Heymons 1899.)
Ant Antennennerv. *Deut* Deuterencephalum. *Fa* Facettenauge. *Gfr* Ganglion frontale. *Gph* Ganglion pharyngeale. *Lob* Lobus opticus. *Nph* Nervus pharyngealis. *Prot* Protencephalum. *Rec* Nervus recurrens. *Sb* bläschenförmige Organe (Corpora allata). — Die beiden längsverlaufenden punktierten Linien geben den Umriß des Darmkanals an.

ziehend den N. recurrens zwischen sich und treten an die vorderen paarigen Schlundganglien (G. pharyngea) heran, an deren Punktsub-

stanz sie zahlreiche Fibrillen abgeben, um weiter in gerader Richtung zu den beiden blasenförmigen Organen hinzuführen, über welche hinaus sie sich nur noch in Gestalt eines äußerst feinen Nervenstämmchens fortsetzen (Fig. 45). Die ellipsoiden bläschenförmigen Organe entsprechen nicht dem für andere Insekten beschriebenen zweiten Paare von Pharyngealganglien, weil sie sich aus chitinogenen Zellen aufbauen, welche ein zentrales ovoides Chitinkörperchen (Heymons' Binnenkugel) bilden, das von einem Flüssigkeit führenden Hohlraume umschlossen ist, der selbst durch die Chitinintima der Wandzellen begrenzt wird, welche anscheinend bei jeder Häutung eine neue Chitinlage erhält (im ganzen 5; Fig. 46). Dennoch sind nach Heymons diese Bläschen den Ganglia allata homolog, wenngleich selbst keine Ganglien. Das gemeinsame Merkmal der G. allata und der ihnen homologen Gebilde besteht darin, daß sie embryonal in einem Paare vorn an der Basis der ersten Maxillen angelegt werden und erst sekundär an die Dorsalseite des Darmes rücken, um dort mit dem Eingeweidenervensystem in direkten Zusammenhang zu treten (Orthoptera, Dermaptera, Hymenoptera, Rhynchota, Lepidoptera?). Sie unterscheiden sich durch das Fehlen der Punktsubstanz sowie durch die Struktur ihrer Zellen von den echten Ganglien. „Wenn es auch nicht unwahrscheinlich ist, daß die Corpora allata der Insekten auf ehemalige periphere Organe zurückgeführt werden können, die erst nachträglich in die Tiefe traten und damit wohl ihre anfängliche Bedeutung verloren, so entzieht es sich doch gegenwärtig noch vollkommen der Kenntnis, welcher Art diese Organe gewesen sein mögen" (Heymons 1897). De Sinéty (1899) geht noch einen Schritt weiter als Heymons, wenn er meint, daß auch das vordere Ganglion (G. pharyngeum) mit Unrecht als solches aufgefaßt worden sei; in ihm handle es sich vor allem um

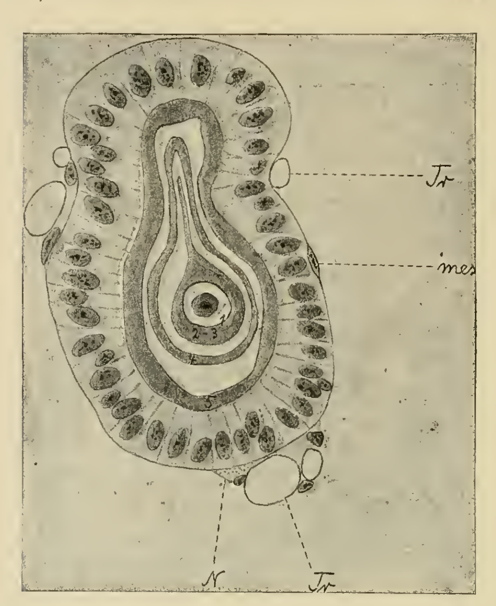


Fig 46.
Transversalschnitt durch eine Epithelblase (Corpus allatum) von *Bacillus rossii* F. (Imago), vergr. (Heymons 1899.)
mes Mesoderm. *N* Nervus pharyngealis. *Tr* Tracheen. — Die Ziffern bezeichnen das Alter der Chitinlamellen.

einen Apparat zur Stütze und Innervation des Rückengefäßes. Ein Neurilemm sei im Gegensatze zu den echten Ganglien nicht entwickelt, die Kerne zeigen eine andere Beschaffenheit als in den Ganglienzellen und das ganze Organ eine andere Färbbarkeit. Die sogenannten Ganglien nehmen nur die Nerven auf, welche für die Aorta bestimmt sind (de Sinéty 1901).

Diese Auffassung de Sinéty's weist wiederum Police (1909) als irrtümlich zurück, gibt aber zu, daß Heymons insofern recht habe, als die Corpora allata in der Tat das Aussehen drüsiger Organe mit innerer Sekretion besitzen; dagegen seien bei *Periplaneta* und *Epacromia* diese Organe echte Ganglien. Weitere Untersuchungen wären erwünscht.

3. Der Sympathicus. Das dritte System visceraler Natur steht nicht mit dem Gehirn, sondern nur mit der Bauchkette in direkter Verbindung. Von jeder segmentalen Ganglienmasse entspringt ein unpaarer Nerv (Newportscher Nerv), welcher sich zwischen den beiden Konnektiven nach hinten begibt und sich hinter dem nächsten Ganglion in zwei Äste gabelt, deren jeder zu einem kleinen Ganglion anschwillt und einen zarten Nerven zu dem Verschlußapparat der Stigmata (Spiracula) entsendet. (Sympathicus, Blanchard 1858.) Auch hinsichtlich dieses Systems gehen die Angaben der Autoren im einzelnen auseinander.

Die Ganglien des Sympathicus bestehen entweder aus mehreren Zellen oder (Carabiden) nur aus einer einzigen sehr großen, welche dann alle Zellen des Ganglions vertritt. „Er liegt oben in jedem Abdominalganglion, bei der Larve etwas dem hinteren Ende desselben genähert, bei der Imago weiter hinten schon etwas auf die Längskommissuren verschoben, je eine riesig große Ganglienzelle von oblonger Gestalt", welche „das zentrale sympathische Ganglion jedes Bauchmarkknotens manch anderer Coleopteren und der Hymenopteren" repräsentiert. „Sowohl an dem Bauchmarksganglion des Prothorax als des Thorax fehlt diese große Zelle und kommt somit nur den Abdominalganglien zu." Jede dieser Kolossalzellen setzt sich analwärts in einen starken mediosagittalen Fortsatz fort, der sich weiterhin in den unpaaren Newportschen Nerv zwischen den beiden Konnektiven verlängert. „Dem hinteren Fortsatz entspricht oppositipol ein kräftiger kopfwärtiger, der, gleichfalls zum Newportschen Nerven eines nun vorderen Kommissurenpaares werdend, auf diese Weise eine hintere Zelle mit einer vorhergehenden in direkte Verbindung bringt. Dadurch entsteht eine Ganglienzellkette, deren jedes Einzelelement je einem Abdominalganglion angehört. — Als vorderer Fortsatz der ersten Zelle der Ganglienzellkette setzt sich eine breite Nervenfaser zwischen dem Kommissurenpaare zwischen zweitem Thorakal- und erstem Abdominalganglion bis auf ersteres fort und gabelt sich dann unter stumpfem Winkel auf diesem Ganglion in einen rechten und linken Ast. Jeder dieser Äste biegt nach seitwärts und trifft dann lateralwärts von dem zweiten Thorakalganglion und etwas vor diesem auf den ersten rückverlaufenden Nerven des ersten Thorakalganglions. Diesen erreichend, vereinigt er sich mit ihm in gleicher Scheide und zieht so lateralwärts weiter. An dem kopfwärtigen Fortsatz jeder Kolossalzelle geht jederseits ein kräftiger Fortsatz ab, und diese Fortsätze sind dann jene Nerven, die durch Leydig . . . beschrieben wurden. Sie liegen in der gleichen Scheide dem betreffenden Nerven aus dem Abdominalganglion an, zerfallen dann aber in Äste, die den betreffenden Abdominalnerven

vollständig umflechten, sich miteinander wieder vielfach vereinigend. Aus diesem Geflecht, echtem Netze, treten dann Nerven ab, denen Ganglien eingeschoben sind" (vgl. Fig. 47, 48). Die Kolossalzellen liegen in der gleichen Scheide mit den entsprechenden Abdominalganglien. Ein Zusammenhang mit dem Kopfsympathicus besteht nicht (Haller 1910).



Fig. 47.
Carabus silvestris F. Imago. (Haller 1910.)
Einen seitlichen Bauchstrangnerven (*n*) umflechtender Sympathicusnerv (*hn*), *s* dessen Ast. *g* Ganglion. *a* Ganglienzelle mit zwei peripheren Fortsätzen, durch deren einen mit der Ganglienzelle *b* direkt verbunden. *c* tripolare Ganglienzelle.

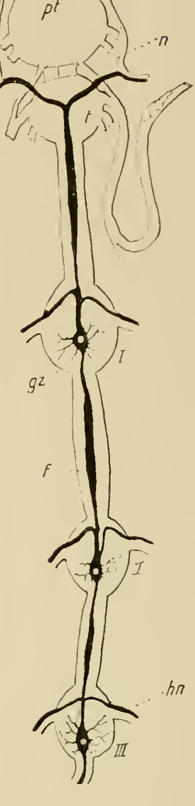


Fig. 48.
Ein Teil des Bauchmarks der Larve von *Carabus silvestris* F. von der Dorsalseite. Sympathicus schwarz (Haller 1910.)
pt erstes, *t* zweites Thoraxganglion. *I—III* Abdominalganglien. *gz* Kolossalzellen. *f* Newportscher Nerv. *n* Nerven des 1. Thoraxganglions. *hn* seitliche sympathische Nerven.

Der von den Ganglien des Thorax und Abdomens entspringende Sympathicus, welcher nach Leydig bei *Locusta viridissima* L. wohl entwickelt ist und dessen Nerven die Muskeln des Tracheenverschlußapparates versorgen sollen, ist bei *Dytiscus marginalis* L., wie es scheint, nicht entwickelt. (? D.) Die Verschlußapparate werden hier von den Abdominalnerven (wenigstens im Abdomen) innerviert (Holste 1910).

II. Der Bau des Cerebralganglions.

Die folgende Darstellung des feineren Gehirnbaues lehnt sich eng an die Mitteilungen von Viallanes an, dem wir neben anderem eine ausgezeichnete Untersuchung der Orthopteren verdanken. Weil, wie Viallanes mit Recht hervorhebt, der Grundtypus des nervösen Zentralorgans am besten an der Hand eines den ursprünglichen Bau noch am reinsten bewahrenden einfachen Beispieles zu erkennen ist, wurde gerade diejenige Mitteilung zur gekürzten Wiedergabe bevorzugt, deren Angaben sich auf *Oedipoda coerulescens* L. und *Caloptenus italicus* L. beziehen, die einen vollkommen übereinstimmenden Gehirnbau besitzen. — Die Arbeit von O. Böttger über das Gehirn von *Lepisma* (1910) konnte nach Abschluß der vorliegenden Bearbeitung nicht mehr berücksichtigt werden.

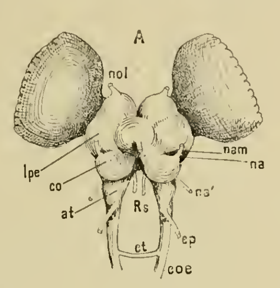


Fig. 49 A.
Gehirn von *Oedipoda coerulescens* L. von der Ventralseite gesehen; vergr. (Nach Viallanes aus Henneguy 1904.)
lpc Protocerebrallobus. *co* Lobus olfactorius. *at* Tritocerebrallobus. *coe* Connective zum Unterschlundganglion. *ct* Commissur zwischen deren rechtem und linkem Strang. *ep* Wurzel des Labrofrontalnervs. *na'* accessorischer Antennennerv. *na* Antennennerv. *Rs* Wurzel des Nervus stomatogastricus. *nol* Nervus ocellaris lateralis. *nam* Nervus ocellaris medius (die Bezeichnungslinie sollte bis zur Mitte fortgesetzt sein).

Betrachtet man das obere Schlundganglion von seiner ventralen Seite, so erhält man die Ansicht der Fig. 49 A. In der Mitte bemerkt man eine umfangreiche, nach vorn abgeflachte und seitlich gerundete Nervenmasse, welche rechts und links durch einen Stiel (Nervus opticus der Autoren) in eine Nervenmasse übergeht, die sich von innen nach außen verbreitert und an die Membrana limitans des Komplexauges herantritt. Diese Augenpartie des Gehirns wird gewöhnlich als Ganglion opticum bezeichnet. Die ganze bisher erwähnte Nervenmasse nennen wir mit Viallanes Protocerebrum (Protencephalum). Sie gehört dem ersten primären Kopfsegment (Ocellarsegment) an. Die Mittelpartie des Protocerebrums schwillt zu zwei großen seitlichen Hügeln (Calices) an, deren abgerundete rechte und linke Hälfte durch einen tiefen medianen Spalt gesondert sind. Von der mittleren Region der Ventralseite entspringt aus der medianen Masse des Protocerebrums der mittlere Ocellennerv, welcher als starker Strang direkt nach vorn verläuft und weiterhin zu einem Ganglion ocellare anschwillt. Scheinbar von der vorderen verdickten Partie der Calices jederseits, in Wirklichkeit jedoch aus größerer Tiefe der nervösen Masse entspringt der rechte und linke Nervus ocellaris; beide wenden sich aufwärts und enden mit dem unter jedem Ocellus gelegenen Ganglion.

Nach Janet (1905) entspringen aus dem Protocerebrum von *Lasius niger* L. folgende Nerven:

1. Die paarigen Nerven der Komplexaugen.
2. Die paarigen Nerven der paarigen Ocellen.

3. Zwei Nerven, welche sich unter dem unpaaren Ocellus miteinander vereinigen.

4. Das Nervenpaar des Labrums, deren jeder seinerseits wieder entsendet:

a) Einen motorischen Ast zum Labralmuskel.

b. Einen sensorischen Ast, welcher in der Gruppe der seitlich vom Pharynx gelegenen Ganglien endigt.

c) Einen sensitiven Hautast.

d) Einen sensitiven Labralast.

5. Die beiden Konnektive zum Ganglion frontale. Vgl. Fig. 41 u. 42.

Unmittelbar unter der mittleren Masse des Protocerebrums befinden sich ein rechter und ein linker annähernd kugliger Körper, die beiden stark vorspringenden Lobi olfactorii, welche die ventrale Partie des zweiten Hirnabschnittes, des Deutocerebrums (Deuterencephalums) bilden. Von ihrer vorderen Außenpartie zieht je ein starker Nerv zu der entsprechenden Antenne (N. antennalis s. olfactorius). Der Antennennerv erhält seine Fasern nicht ausschließlich vom Lobus olfactorius, sondern auch von der dorsalen Partie des Deutocerebrums. Von diesem entspringen ferner bei *Lasius niger* L. ein kleiner motorischer Nerv, welcher sich in vier Äste teilt, um die vier Muskeln des Scapus der Antenne zu versorgen; ein zweiter kleiner motorischer Nerv, welcher in die Antenne eintritt und die Muskeln des Funiculus (Fühlergeißel) versorgt; außerdem ein starker sensibler Nerv, dessen Natur sich nicht präzisieren läßt, und ein antennaler Chordotonalnerv, welcher von dem genannten sensiblen Nerv abgeht (Janet 1905). Das Deutocerebrum gehört dem zweiten primären Kopfsegmente (Antennalsegment) an.

Nach Holste (1910) entspringen aus dem Deutocerebrum von *Dytiscus marginalis* L. folgende Nervenpaare:

1. Der N. antennalis, der sich im Scapus der Antenne in zwei dieses Extremitätenpaar durchziehende Äste gabelt.

2. N. ant. accessorius; er gibt sofort je einen Ast an die drei Antennenmuskeln, den Musc. extensor antennae, M. flexor ant. und M. depressor ant. ab, zieht selbst dem N. antennalis außen angeschmiegt weiter und spaltet sich kurz vor dem Eintritt in die Antenne in drei Äste, von denen zwei den Antennennerv umfassend wieder miteinander verschmelzen. Die beiden Endäste verlieren sich an der Insertionsstelle der drei Antennenmuskeln.

3. N. tegumentalis oder Scheitelnerv; entspringend an der lateralen Hinterfläche des Oberschlundganglions, etwa an der Stelle, wo Augennerv und Schlundkonnektiv abgehen verläuft er schräg nach außen um den N. opticus in die Höhe und verzweigt sich über dem G. opticum und unter dem Vertex in dem auflagernden Fettgewebe und zwischen den Tracheen.

4. Der letzte Nerv entspringt dem Hinterrande des oberen Schlundganglions und geht unmittelbar in das Ganglion des Rückengefäßes über (vgl. Fig. 50).

Hinter jedem Lobus olfactorius liegt eine birnenförmige Nervenmasse, das Tritocerebrum (Tritencephalum), aus welchem die beiden ziemlich starken Wurzeln des Labrofrontalnervs ihren Ursprung nehmen. Dieser Nerv wendet sich abwärts und teilt sich in kurzem Verlaufe in zwei Äste, den Oberlippennerv (N. labralis) und den N. frontalis. Der N. labralis zieht innerhalb des antennalen Fortsatzes des Innenskeletes des Kopfes zwischen Antennenmuskeln und den Dilatatoren des Pharynx an diesem

entlang nach vorn, wobei er sich reich verzweigt. Der erste zarte Ast entspringt der Innenseite und endet, quer über den Ösophagus ziehend, in dem praefrontalen Plexus des sympathischen Nervensystems. Dann spaltet sich der Oberlippennerv in zwei ziemlich gleichwertige Hauptäste, deren oberer hauptsächlich die verschiedenen Teile des Clypeus, der untere dagegen die Oberlippe, den Musculus dilatator pharyngis primus und in geringem Maße auch den M. compressor pharyngis innerviert. — Der Nervus frontalis zieht am Ösophagus nach vorn und endet, ohne unterwegs Äste abzugeben, im Ganglion frontale.

Von dieser Darstellung Viallanes und Holstes weicht Janet (1905) insofern ab, als er Labrum und Stomenteron (Stomodaeum)

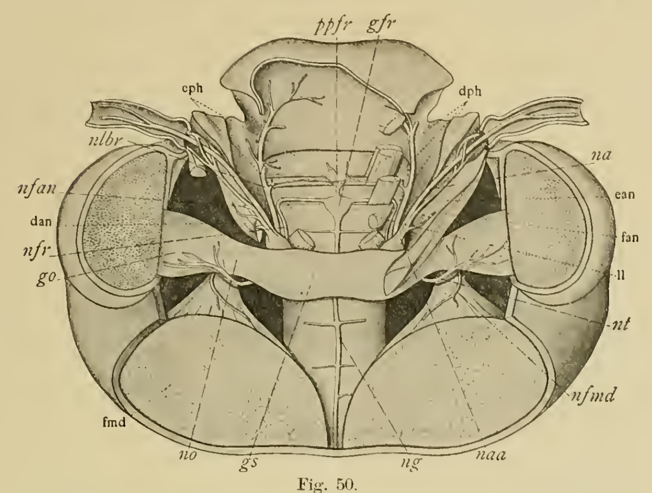


Fig. 50.

Kopf von *Dytiscus marginalis* L. von oben geöffnet; zeigt das Oberschlundganglion nebst von ihm entspringenden Nerven und den vorderen Teil des unpaaren sympathischen Nervensystems. Vergr. (Holste 1910.)

ppfr Plexus praefrontalis. *gfr* Ganglion frontale. *dph* Musculi dilatatores pharyngis. *na* Nervus antennalis. *eau* Musculus extensor antennae. *fau* Musculus flexor antennae. *ll* Musculus levator labri. *nt* Nervus tegumentalis. *nfmd* Nervus musculi flexoris mandibulae. *naa* Nervus antennalis accessorius. *ng* Nervus stomatogastricus. *Gs* Ganglion supraoesophageum. *no* Nervus opticus. *fmd* Musculus flexor mandibulae. *go* Ganglion opticum. *nfr* Nervus frontalis. *dan* Musculus depressor antennae. *nfan* Nerv des Musculus flexor antennae. *nlbr* Nervus labralis. *cph* Musc. compr. pharyngis.

als praeantennale Bildungen nicht von einem postantennalen Zentrum aus innerviert sein läßt, wie es das Tritocerebrum ist, sondern die Wurzeln des Labralnerven und der Konnektive des G. frontale in das Protocerebrum verlegt. — Das Tritocerebrum gehört dem dritten primären Kopfsegment (Praemandibularsegment) an.

Bei der Betrachtung von der Dorsalseite erhält man folgendes Bild des Gehirns (Fig. 49 B). Das Protocerebrum hat wesentlich das gleiche Aussehen, läßt aber keinen dorsalen Nerven aus sich entspringen und ist von den beiden Hälften des Deutocerebrums durch eine seichte Furche gesondert. Unmittelbar hinter dieser Furche entspringt von dem Deutocerebrum ein starker Nervenstamm, welcher sich nach vorn

wendet und die Kopfhaut versorgt (N. integumentarius capitis). — Das Tritocerebrum ist von der Dorsalseite aus nicht sichtbar und vollständig verdeckt.

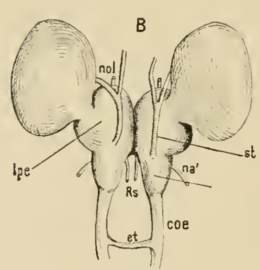


Fig. 49 B.
Dorsalansicht des Gehirns von *Oedipoda coerulescens* L., vergr. (Nach Viallanes aus Henneguy 1904.)

lpe Protocerebrallobus. *ld* Dorsallobus des Deutocerebrums. *coe* Oesophagusconnective, *et* deren Commissur. *nol* Nervus ocellaris lateralis. *st* Nervus tegumentalis. *na* accessorischer Antennennerv. *rs* Wurzeln des Stomatogastricus.

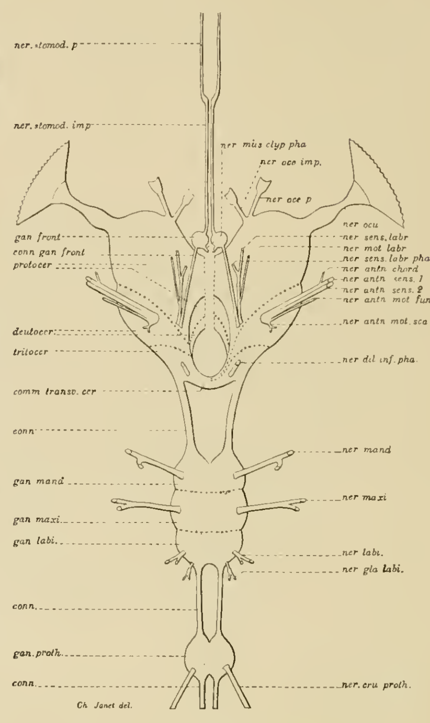


Fig. 51.
Schema der Metamerie des Insektengehirns. (Janet 1905.)

ner. stomod. p. paarige Portion des Nervus recurrens. *ner. stomod. imp.* unpaare Portion des Nervus recurrens. *gan. front.* Ganglion frontale. *conn. gan. fronl.* Connective des Ganglion frontale. *protocer.* Protocerebrum. *deutocer.* Deutocerebrum. *tritocer.* Tritocerebrum. *comm. transv. cer.* quere Unterschlundcommissur. *conn.* Connective. *gan. mand.* Ganglion mandibulare. *gan. maxi.* Ganglion maxillare. *gan. labi.* Ganglion labiale. *gan. proth.* Ganglion prothoracis. *ner. cru. proth.* Nervus cruralis prothoracis. *ner. gla. labi.* Nerv der Labialdrüse. *ner. labi.* Nervus labialis. *ner. maxi.* Nervus maxillaris. *ner. mand.* Nervus mandibularis. *ner. dit. inf. pha.* Nerv des Musculus dilatator inferior pharyngis. *ner. antn. mot. sca.* Nerv der Scapusmuskulatur. *ner. antn. mot. fun.* Nerv der Funiculusmuskulatur. *ner. antn. sens. 2.* Nervus olfactorius. *ner. antn. sens. 1.* sensibler Antennennerv (Hörnerv?). *ner. antn. chord.* Nerv des antennalen Chordotonalorgans. *ner. sens. labr. pha.* sensibler Nerv der Protocerebralregion des Pharynx. *ner. mot. labr.* Nerv des Musculus adductor labri. *ner. sens. labr.* sensibler Labralnerv. *ner. ocu.* Nervus opticus. *ner. oce. p.* Nerv des paarigen Ocellus. *ner. oce. imp.* Nerv des unpaaren Ocellus. *ner. mus. clyp. pha.* Nerv der Clypeopharyngealmuskeln.

In dem Winkel, welchen die Seiten des Deuto- und Tritocerebrums miteinander bilden, entspringt nahe der Medianlinie jederseits ein feiner Nerv, der sich nach hinten und abwärts wendet und die Wurzel des paarigen Ganglion stomatogastricum darstellt.

Die Konnektive, welche das Gehirn mit dem unteren Schlundganglion verbinden und den Vorderdarm umfassen, sind sehr lang und etwa in der Mitte miteinander durch einen zarten Nervenstrang verbunden, der unter dem Ösophagus verlaufend den Schlundring in zwei Ringe zerlegt, deren oberer vom Stomodaeum durchsetzt wird. Diese Querkommissur des Schlundringes ist bei zahlreichen Insek-

ten nachgewiesen und auch den Crustaceen und Myriopoden eigen. — Die Konnektive scheinen bei äußerer Betrachtung nur aus dem Deuto- und Tritocerebrum zu entspringen, beziehen aber in Wirklichkeit ihre Fasern auch aus dem Protocerebrum (vgl. hierzu Fig. 51).

III. Der feinere Bau des Gehirns.

Bei der Besprechung des feineren Gehirnbaues folgen wir wieder in erster Linie den Angaben von Viallanes (1887). Er unterscheidet am

Protocerebrum

folgende Teile: 1. Die postretinale Nervenfaserschicht (Nervenbündelschicht der Retina Berger's, terminal anastomosis Hickson's). Sie besteht aus den Nervenfasern welche aus dem Komplexauge an die Ganglienplatte (lame ganglionnaire, Viallanes) herantreten und zwischen der Außenseite der letzteren und der Limitaus interna des Auges liegen. Sie sind reich mit Tracheen ausgestattet und in ihrem äußeren Drittel stark pigmentiert.

Fig. 52.
Gehirn der Hornisse (*Vespa crabro* L.) von vorn gesehen. Vergr. (Viallanes 1887.)
o Complexauge. *fpr* postretinale Fasern. *lg* Ganglienplatte. *che* äußere Kreuzung. *me* äußeres Marklager. *chi* innere Kreuzung. *mi* inneres Marklager. *no* Nervus opticus. *lo* Lobus olfactorius. *ce* äußerer Ringkörper (pilzhutförmiger Körper). *ci* innerer Ringkörper. *sc* Scissur zwischen den Ringkörpern. *to* Tuberculus opticus. *ca* Ursprung des vorderen Stieles des gestielten Körpers. *cc* Centralkörper des Protocerebrums. *na* Antennennerv. *nl* Labralnerv. *coe* Schlundconnectiv. *toe* Durchtrittsstelle des Vorderdarms. *gso* Unterschlundganglion.

2. Die Ganglienplatte (Lame ganglionnaire; Perioptícon, Hickson; peripheres Ganglion des Nervus opticus, Carrière; Parte ganglionnare della Retina, Bellonci) vgl. Fig. 52. Sie ist bei den Acridiiden von geringer Ausdehnung, und ihre Größe steht in korrelativem Verhältnis zu der des Komplexauges. In Form einer Kalotte erscheint sie außen stärker konvex als das Auge, und die mittlere Partie ihrer Konvexität liegt dem Auge näher als die peripherischen. Die Platte ist von beträchtlicher Dicke und besteht aus einer äußeren, die Kerne enthaltenden, einer mittleren und einer inneren Schicht, von welchen die letztere fehlen kann (Acridiidae). Die äußere Schicht (Körnerschichte Berger's) besteht aus Nervenzellen, ist jedoch bei den Acridiiden nur schwach entwickelt in Gestalt einiger kleiner Zellgruppen mit rundem Kern und wenig Plasma. Bei *Libellula* entsendet jede dieser

Zellen einen Fortsatz zu der Molekularschicht. Der dicke Rand der Ganglienplatte ist mit einer dicken Nervenzellenschicht belegt, welche ihre Fortsätze ebenfalls in die Molekularschicht entsendet. — Die mittlere oder Molekularschicht (Berger) besteht aus dünnen nebeneinander liegenden Prismen, welche abhängig von der Wölbung der Platte orientiert sind (Palissadenschicht). Jedes Prisma empfängt von außen eine postretinale Faser und gibt nach innen eine (zentripetale) Faser des Chiasma externum (der äußeren Kreuzung Berger's) ab.

3. Äußere Kreuzung (Berger), Chiasma externum. — Sie wird durch die Fasern gebildet, welche die Ganglienplatte mit der äußeren Markmasse verbinden. Die aus der vorderen Hälfte der Platte entspringenden Fasern wenden sich nach hinten, die aus der hinteren Hälfte entspringenden nach vorn, und es entsteht eine vollständige Kreuzung der genannten Nervenfasern. Zwischen ihnen findet man sehr vereinzelt eingestreute Kerne. Die ganze vordere Oberfläche des Chiasmas ist von dem Rindenbelag (Couronne ganglionnaire, Viallanes) bekleidet.

4. Äußeres Marklager (Berger), Masse médullaire externe (Viallanes), Epiopticon (Hickson), zentrales Ganglion des N. opticus (Carrière), Corpo stratificato (Bellonci). — Es erstreckt sich als sehr ausgedehnter Körper in querer Richtung, seine senkrecht zur Cornea des Komplexauges stehende Achse ist verhältnismäßig kurz. Das äußere Marklager empfängt an seiner ganzen konvexen Außenseite die Fasern der äußeren Kreuzung; an seiner inneren konkaven Seite entspringen die Fasern zum inneren Chiasma. Es besteht aus Punktsubstanz und enthält weder Zellen noch Kerne. An Schnitten erkennt man seine Zusammensetzung aus drei der Innen- und Außenfläche parallelen Zonen, deren äußere und innere sich mit Osmiumsäure stärker schwärzen als die mittlere, welche ihrerseits wieder aus zwei sekundären Zonen besteht. In der äußeren und inneren Zone ist die Fibrillenmasse, welche die Punktsubstanz bildet, lockerer als in der mittleren Zone. Das gestreifte Aussehen hat darin seine Ursache, daß die Fibrillen der Punktsubstanz hauptsächlich teils parallel, teils senkrecht zur Oberfläche verlaufen. — Dem äußeren Marklager liegen Ganglienzellen auf, deren Gesamtheit Viallanes und Berger als

A. Rindenbelag des Gehirns oder Couronne ganglionnaire,
B. keilförmiges Ganglion (Berger), Ganglion en coin (Viallanes),
C. vordere Ganglienmasse,
D. innere Ganglienmasse

unterschieden haben. A, B und D werden nur von kleinen Ganglienzellen gebildet, während sich die vordere Ganglienmasse aus großen protoplasmareichen Zellen mit chromatinarmem Kern aufbaut.

A. Der Rindenbelag des Gehirns bildet eine dicke Schicht an der ganzen freien Oberfläche des Chiasmas und erstreckt sich nach außen bis zur Ganglienplatte, um sich mit der Zellmasse zu vereinigen, welche deren Rand bekleidet. Die zarten, von den Zellen des Rindenbelages ausgehenden Fibrillen ziehen zu dem äußeren Marklager und treten in die Fasern des Chiasmas ein.

B. Das keilförmige Ganglion, welches bei der Libelle stark, bei der Wespe schon schwächer entwickelt ist, erscheint bei den Acridiiden noch kaum vorhanden, oder nur durch einige wenige Zellgruppen repräsentiert, welche zwischen den Fasern des Chiasmas in dessen achsialer Region liegen und zarte Fortsätze zum äußeren Marklager entsenden.

C. Vordere Ganglienmasse. Der vordere Rand des äußeren Marklagers ist fast in seiner ganzen Ausdehnung von einer dicken Nervenzellenrinde bedeckt, der vorderen Ganglienmasse, welche sich außen ohne scharfe Grenze in den Rindenbelag, innen in das innere Marklager fortsetzt. Ihre (morphologisch) unipolaren Ganglienzellen entsenden Fortsätze nach hinten zu dem vorderen Rande des äußeren Marklagers.

D. Innere Ganglienmasse. Die voluminöse, diese Partie bildende Ganglienmasse bedeckt vollständig die hintere Fläche der inneren Kreuzung. Ihre Fasern treten zwischen die des Chiasmas und gehen zur inneren Seite des inneren Marklagers.

5. Innere Kreuzung (Berger), Chiasma interne (Viallanes). Von der Innenseite des äußeren Marklagers gehen einander kreuzende Fasern aus, um in das innere Marklager einzutreten. Sie bilden die innere Kreuzung, welche bei den Acridiiden nur einen beschränkten Raum in Anspruch nimmt, weil das innere und äußere Marklager einander so nahe gerückt sind, daß sie einander in ziemlich weiter Ausdehnung fast berühren.

6. Inneres Marklager (Berger), Masse médullaire interne (Viallanes).

Es liegt unmittelbar nach innen vom äußeren Marklager, mit diesem verbunden durch die Fasern der inneren Kreuzung. An der Außenseite vereinigt es sich innig mit dem Protocerebrallobus (vgl. Fig. 53). Das innere Marklager wird durch zwei konzentrische, dem hinteren gerundeten Rande parallel laufende Linien in drei Zonen zerlegt; nach ihrer Lage unterscheidet sie Viallanes als hintere, mittlere und vordere.

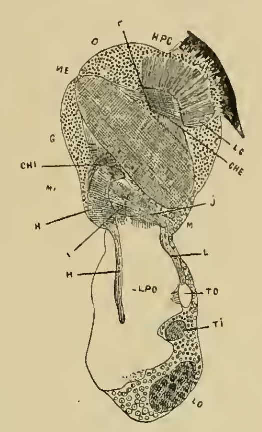


Fig. 53.
Schiefer Schnitt von oben nach unten und außen nach innen, zur Demonstration des feineren Gehirnbaues (*Oedipoda coerulescens* L.), vergr. (Viallanes 1887.)

HPC postretinale Fasern. *LG* Ganglienplatte. *CHE* äußere Kreuzung. *D* Rindenbelag des Gehirns. *L* keilförmiges Ganglion. *N* äußeres Marklager. *CHI* innere Kreuzung. *G* innere Ganglienmasse. *MI* inneres Marklager. *I* mittlere Partie des inneren Marklagers. *N**) hintere Partie des inneren Marklagers. *j* vordere Partie des inneren Marklagers. *M* Ganglienrinde des inneren Marklagers *H* Commissurstrang. *L* Strang der Sehnervenfasern. *TO* Tuberculus opticus. *Ti* innerer Stiel. *LPC* Protocerebrallobus. *LO* Lobus olfactorius.

*) verdruckt H.

a. Die hintere Partie ist hinten durch den abgerundeten Rand des inneren Marklagers, vorn durch die Linie, welche sie von der mittleren Partie trennt, begrenzt. Ihr wenig ausgedehnter, innerer Rand vereinigt sich mit dem Protocerebrallobus. An ihrem ganzen gerundeten Rande empfängt diese Partie Fasern aus der inneren Kreuzung, ihr innerer Rand entsendet ein zylindrisches Fibrillenbündel, welches sich fast vertikal in den Protocerebrallobus einsenkt und beinahe dessen untere Fläche, dann aber horizontal verlaufend die Medianlinie erreicht, um sich hier mit dem entsprechenden Bündel der anderen Seite zu vereinigen und so den Kommissurstrang zu bilden. — Der feinere Bau der hinteren Partie des inneren Marklagers stimmt mit dem des äußeren Marklagers überein. Die den gebogenen Flächen parallelen Fasern treten in den Kommissurenstrang ein und bilden dessen Fibrillen; die radiären Fibrillen setzen sich nach hinten in die Fasern der inneren

Kreuzung fort, nach vorn treten sie in die mittlere Partie des inneren Marklagers ein.

b) Die mittlere Partie erscheint an ihrem Vorder- und Hinterrande stark reduziert; ihre Struktur gleicht der der hinteren Partie. Die Fibrillen verlaufen teils parallel zu den Biegungen, teils radiär, und die letzteren sind nur die Fortsetzungen der radiären Fibrillen, welche aus der hinteren Partie austreten. Die Trennungslinie zwischen der mittleren und hinteren Partie wird durch diejenige Stelle bestimmt, an welcher die parallelen Fibrillen der Punktsubstanz aufhören und nur die radiären Fibrillen übrig bleiben.

c) Die vordere Partie ist hinten durch die nur wenige Kerne enthaltende Scheide zwischen ihr und der mittleren Partie begrenzt. ihre äußere Fläche steht fast in Berührung mit dem äußeren Marklager, die innere Fläche steht in Verbindung mit dem Protocerebrallobus und ist mit der mittleren Partie durch radiäre Fibrillenbündel verbunden. Ihre radiären Fasern vereinigen sich nach der Vorderseite hin und treten aus dieser in Gestalt eines zylindrischen Stranges (unteres vorderes Opticusbündel) aus, welcher schief von außen nach innen und von oben nach unten verlaufend eine Strecke weit an der Vorderseite des Protocerebrallobus entlang zieht und in einer Anschwellung (Tuberculus opticus) derselben endet.

Die vordere Fläche des inneren Marklagers ist von einer Rinde ziemlich großer Nervenzellen belegt, welche ohne Grenze nach außen in die vordere Ganglienmasse des äußeren Marklagers, nach innen in die Rinde des Protocerebrallobus übergeht. Die Fortsätze dieser Zellen dringen in die hintere Wand der vorderen Partie ein, nahe dem Austrittspunkt des unteren vorderen Opticusbündels.

Direkte Verbindungen der beiden Marklager sind folgende: Vom vorderen Rande des äußeren Marklagers tritt ein Bündel aus, welches zum inneren Marklager zieht und in dieses von der Vorderseite her nahe dem Austrittspunkte des unteren vorderen Optikusbündels eindringt. Bei der Wespe gibt dieses Bündel in seinem Verlaufe zwei sekundären Bündeln den Ursprung (oberes vorderes und oberes hinteres Optikusbündel, Viallanes), von welchen das eine zur Vorderseite, das andere zur Hinterseite des Protocerebrallobus zieht.

7. Protocerebrallobus. Der Protocerebrallobus ist der voluminöseste Bestandteil des Gehirns und vereinigt sich nach außen mit dem inneren Marklager, innen mit dem Protocerebrallobus der anderen Seite. Er enthält als wichtiges Organ den „gestielten Körper" (Leydig) und bildet eine annähernd kuglige, vorn und hinten ziemlich abgeplattete Masse. Die beiden Protocerebralloben verlöten miteinander nur vorn und hinten in der Medianebene, umschließen also einen mittleren Spalt, welcher oben und unten offen ist und das mittlere Protocerebrum (Zentralkörper) sowie die Brücke der Protocerebralloben in sich aufnimmt. Dieses selbst besteht je aus zwei verschiedenen Abschnitten, einem vorderen kleineren und einem viel umfangreicheren hinteren, zwischen welchen der gestielte Körper und der Zentralkörper liegen. Die Seitenfurche trennt beide voneinander.

In seinem Inneren besteht der Protocerebrallobus aus Punktsubstanz, enthält aber eine größere Anzahl von Fibrillenzügen, von denen die einen Fortsätze der seine Oberfläche bekleidenden Zellen sind, die anderen dazu dienen, zwei Partien desselben Lobus oder die beiden Loben untereinander zu verbinden; andere endlich setzen den Proto-

cerebrallobus mit benachbarten Teilen in Zusammenhang. — Das innere Marklager legt sich eng an das obere und äußere Ende des Protocerebrallobus an.

Unmittelbar über der vorderen Verlötung der beiden Protocerebralloben findet sich jederseits ein großer Lappen, welcher sich aus Ganglienzellen aufbaut und ziemlich deutlich von der übrigen Ganglienrinde unterscheidet: der vordere gangliöse Lappen. Aus jedem dieser Lappen entspringt einer der beiden Kreuzstränge, welche unmittelbar vor der oberen vorderen Kommissur der Protocerebralloben fast vertikal abwärts ziehen, sich gegen einander neigen und sich schließlich vollständig kreuzen, indem der linke nach rechts, der rechte nach links läuft. Diese Kreuzung vollzieht sich auf dem Niveau des unteren Randes der vorderen Verlötung der Protocerebralloben. In diesem ihren Verlaufe nehmen die Kreuzstränge den Raum ein, welcher vorn durch die vordere Verlötung, hinten durch den Zentralkörper und die Lateralloben des mittleren Protocerebrums begrenzt wird. — Nach ihrer Kreuzung verändern die Stränge ihre Richtung und verlaufen schief von oben nach unten und vorn nach hinten, und jeder von ihnen tritt in einen der beiden Dorsalloben des Deutocerebrums ein. Infolge der Kreuzung empfängt der rechte Deutocerebrallobus den Strang von dem linken gangliösen Lappen und umgekehrt.

Ferner entspringen aus der Protocerebralsubstanz teils von der nach innen, teils von der nach außen vom gestielten Körper gelegenen Region jederseits zahlreiche Fibrillen, welche sämtlich nach hinten und innen nahe dem Kreuzungspunkt der Kreuzstränge konvergieren. Das durch die Vereinigung aller dieser Fibrillen gebildete Bündel kreuzt sich mit dem der anderen Seite in der Medianlinie; diese Kreuzungsbündel verlaufen nach ihrer Kreuzung weiter mit den Kreuzungssträngen, ziehen von vorn nach hinten und oben nach unten und liegen unter dem mittleren Protocerebrum. Schließlich teilt sich jedes dieser Bündel in einen zum Deuteıocerebrallobus und einen zum Tritocerebrallobus ziehenden Ast. Somit sind der Deutero- und Tritocerebrallobus durch je ein Kreuzungsbündel mit dem Protocerebrallobus der gegenüberliegenden Seite verbunden.

8. Gestielter Körper (Leydig), Gerüst (Flögel), Corpo fungiformo (Bellonci), Mushrom body (Packard), Corps pédonculé (Dujardin, Viallanes), Corpus pedunculatum.

Der in den Protocerebrallobus eingepflanzte gestielte Körper besteht aus folgenden Hauptteilen:

Dem „Ringkörper" (Rabl-Rückhardt), welcher an der oberen Fläche des Protocerebrallobus liegt, aus Punktsubstanz besteht und an seiner freien Oberfläche von einer dicken Schicht kleiner Nervenzellen belegt ist; an seinem Grunde entspringt ein großes zylindrisches Fibrillenbündel, welches sich vertikal in die Masse des Protocerebrallobus einsenkt, der Pedunculus (Newton), gemeinsame Stiel (Dietl, Berger), Hinterast (Flögel), la tige (Viallanes). Dieser teilt sich in seinem Verlaufe in zwei Äste, den vorderen und den inneren Stiel.

Der vordere Stiel (Tubercule antérieur, Dujardin; Corne antérieur, Young; Oberer Stiel, Dietl; Vorderhorn, Flögel; Cauliculus, Newton) wendet sich auf- und vorwärts und endet mit einer Anschwellung an der Oberfläche des Protocerebrallobus.

Der innere Stiel (Poutre, Young; Untere Stiel, Dietl; Balken, Flögel; Cauliculus, Newton; Tubercule interne, Dujardin) verläuft

abwärts und nach innen und endet in gleicher Weise wie der vordere Stiel.

Der Ringkörper (Rabl-Rückhardt), Lobe à circonvolutions (Dujardin), Lappen mit Windungen (Leydig), pilzhutförmiger Körper (Dietl, Berger), Gobelet (Young), Calix (Newton, Pakkard). Bei der Biene, Wespe, Ameise, Schabe u. a. Insekten besitzt jeder gestielte Körper zwei Ringkörper, bei den Acridiiden dagegen nur einen. Er gleicht einer Halbkugel mit aufwärts gewendeter Konkavität; von dem Scheitelpunkt seiner Konvexität, welcher der Oberfläche des Protocerebrallobus aufliegt, entspringt der Pedunculus. Der Hohlraum des Ringkörpers ist von kleinen Zellen ausgefüllt, welche über seinen Rand hinweg die ganze äußere Oberfläche in dünner Lage bedecken. Die Struktur des Ringkörpers ist ziemlich kompliziert (vgl. im einzelnen Viallanes). Zwischen ihm und anderen Gehirnpartien bestehen wichtige Verbindungen (vgl. Kenyon; siehe später).

Der Pedunculus (Newton), gemeinsame Stiel (Dietl, Berger), Hinterast (Flögel), La tige (Viallanes) erweist sich unmittelbar nach seinem Austritt aus dem Ringkörper als dicker regelmäßig begrenzter Zylinder, welcher in seiner ganzen Ausdehnung aus parallelen Fibrillen besteht.

9. Die Nerven und Ganglien der Ocellen. Die von Viallanes untersuchten Acridiiden besitzen ein medianes, vorn am Kopfe gelegenes und zwei seitliche, am Scheitel befindliche Punktaugen (Ocellen), unter deren jedem sich ein Ganglion ocellare vorfindet, von welchem der Nervus ocellaris zum Protocerebrum zieht. Der aus dem mittleren Ocellus austretende Nerv zieht direkt in horizontaler Richtung nach hinten und erreicht die vordere Fläche des Protocerebrums, wo er sich zwischen die dessen Belag bildenden Ganglienzellen einsenkt, sich darauf in zwei wohl unterschiedene Bündel teilt, von denen das eine rechts, das andere links liegt; beide ziehen eine ziemlich weite Strecke parallel nahe der Medianebene nebeneinander her und trennen sich dann plötzlich voneinander, um je den ihrer Seite angehörenden Tuberculus ocellaris zu erreichen. Somit erscheint hier wie auch bei der Wespe der mittlere Nervus ocellaris nicht unpaar, besteht vielmehr aus zwei Fibrillenbündeln, welche nur in ihrem extracerebralen Verlaufe aneinander gelagert sind.

Der Nerv jedes der beiden seitlichen Ocellen wendet sich vom Ganglion ocellare aus abwärts und erreicht die Masse der kleinen Ganglienzellen, welche den Ringkörper derselben Seite ausfüllen; hier verläuft er mitten zwischen diesen schief von oben nach unten und außen nach innen, passiert unmittelbar das Innere des Ringkörpers, verläuft darauf vertikal zwischen den großen Ganglienzellen der Rinde der Protocerebralloben und zieht hinter der Brücke der Protocerebralloben schließlich in den Tuberculus ocellaris, wohin sich auch der entsprechende Ast des medianen Nervus ocellaris begibt. Der Tuberculus ocellaris ist ein Hügelchen, welches etwas über die Oberfläche der oberen und inneren Partie des Protocerebrallobus hervorragt und etwas über der hinteren Verbindung der Loben liegt. Nach ihrem Eintritt in den Tuberculuos cellaris verschwinden die Fibrillen der Ocellarnerven in dessen Körper. Jeder Ocellarnerv wird von 8—10 vollkommen zylindrischen und voneinander deutlich gesonderten dicken Fibrillen gebildet.

10. Das mittlere Protocerebrum (Protocérébron moyen, Viallanes) liegt in dem ringförmigen Hohlraum zwischen den beiden Proto-

cerebralloben und setzt sich aus vier wohlbegrenzten Teilen zusammen, zwei lateralen und zwei medianen. Von den beiden medianen Teilen liegt der eine oben (Corpus centrale), der andere unten (Lobus medianus).

Das Corpus centrale (Newton), Zentralkörper (Dietl), Kommissurensystem (Leydig), Central body (Packard) ist oben stark konvex, unten konkav, seitlich gerundet; oben steht es in Verbindung mit der Ganglienzellenrinde, unten mit dem Lobus medianus (Mittellappen), seitlich und oben mit den Protocerebralloben, seitlich und unten mit den Lateralloben (Seitenlappen); nirgends ist eine dieser Verbindungen unmittelbar, sondern stets ist eine fibröse Partie zwischen die genannten Teile eingeschoben. Das Corpus centrale ist in eine obere und eine untere Zone geteilt; erstere ist die bei weitem dickere und überragt seitlich die letztere. Zahlreiche Fibrillen verlaufen in ihm radiär vom oberen Rande nach unten konvergierend wie die Strahlen eines Fächers (fächerförmiges Gebilde [Berger]). Die ganze konvexe obere Fläche des Zentralkörpers ist durch eine schwache, mit feinen Fibrillen ausgefüllte Spalte von den Protocerebralloben getrennt. Die Fibrillen entspringen von den Loben, verlaufen über die Oberfläche des Zentralkörpers und treten schließlich in diesen ein. Die konkave untere Fläche des Corpus centrale ruht auf einem fibrillären Gewebe, das ihn von dem Medianlobus trennt.

Der unter dem Zentralkörper gelegene Medianlobus wiederholt die Form der unteren Partie des ersteren: er ist oben konvex, unten konkav und besteht aus homogener Punktsubstanz; von seinem vorderen Rande entspringt ein voluminöses Fibrillenbündel, wendet sich schief von oben und außen nach unten und innen und erreicht die entsprechende Hälfte des Deutocerebrums.

Der Laterallobus hat gerundete Konturen, steht innen mit dem Zentralkörper und Medianlobus, oben mit dem Protocerebrallobus und dem Pedunculus des gestielten Körpers, unten mit dem Deutocerebrum in Verbindung und ist außen direkt von der Ganglienzellenrinde bekleidet. Er besteht ebenfalls aus Punktsubstanz und geht wichtige Verbindungen ein: ein kleines Bündel auswärts vom Stiel des Corpus pedunculatum (gestielten Körpers) verbindet ihn mit der äußeren Partie des Protocerebrallobus; ein voluminöses Bündel, welches zwischen dem Zentralkörper und dem Pedunculus hindurchtritt, verbindet ihn mit der inneren Partie des Protocerebrallobus; ein drittes Bündel verbindet innen den Laterallobus mit dem äußeren Rande des Medianlobus.

11. Die Brücke der Protocerebralloben, von Viallanes bei *Vespa* entdeckt, liegt als hufeisenförmiger Körper zwischen den beiden Protocerebralloben über der fibrösen Schicht des Zentralkörpers. Ihre Konvexität ist nach vorn gerichtet; oben, hinten und vorn ist sie vollständig von der dicken Ganglienzellenrinde bedeckt, welche die obere und mediane Partie des Protocerebrums bekleidet. Durch ihre beiden abwärts gekrümmten Schenkel verbindet sich die Brücke mit den beiden Protocerebralloben. Sie besteht aus Punktsubstanz und zeigt interessante Beziehungen zu den Tuberculi ocellares, deren jeder in das entsprechende Ende der Brücke eingelagert erscheint. An den lateralen Teilen ihres konvexen Randes empfängt die Brücke Fibrillen aus den Protocerebralloben. Diese sehr zahlreichen Fibrillen füllen den ganzen Raum zwischen der Konvexität der Brücke und der Innenseite der Loben aus. Vom Ende der Brücke senkt sich ein Fibrillenbündel fast

vertikal in den Körper des Lobus ein und liegt hier unmittelbar hinter dem Bündel, welches aus dem Chiasma optico-olfactorium absteigt, scheinbar seine Fibrillen mit diesem mischend; so erreicht es vielleicht das Deutocerebrum.

Das Deuterocerebrum (Deutocerebrum, Deuterencephalum).

Dieser Gehirnabschnitt ist oben von den Protocerebralloben und dem mittleren Protocerebrum, unten vom Tritocerebrum begrenzt. Er besteht aus zwei paarigen Massen, einer hinteren dorsalen (Lobus dorsalis) und einer ventralen vorderen (Lobus olfactorius).

Der Lobus dorsalis erscheint kuglig und ist oben vom Laterallobus des mittleren sowie von dem entsprechenden Protocerebrallobus bedeckt. Seine vordere Fläche vereinigt sich nach oben mit dem Lobus olfactorius, der sie bedeckt; etwas tiefer steht sie mit dem sie gleichfalls bedeckenden Tritocerebrum in Verbindung. — Der Dorsallobus besteht aus Punktsubstanz, welche der des Protocerebrallobus gleicht und von zahlreichen Fibrillenzügen durchsetzt wird.

Die beiden Dorsalloben sind an ihrer oberen Partie durch eine schwache Verlötung aus Punktsubstanz miteinander verbunden; hinter dieser trennt sie eine tiefe und breite Furche; sie stehen jedoch durch eine vordere starke und eine hintere viel schwächere fibrilläre Kommissur miteinander in Verbindung. Nach innen verschmilzt die Masse des Dorsallobus ohne Grenze mit der des Protocerebrallobus; doch wird eine Grenze weiter auswärts erkennbar, denn hier wird die Verbindung nur durch zahlreiche Fibrillen hergestellt, welche sich nicht zu unterscheidbaren Bündeln gruppieren.

Der Lobus dorsalis steht mit den Kreuzsträngen und mit den Kreuzungsbündeln in Verbindung; ferner mit dem mittleren Protocerebrum durch zwei Fibrillenbündel, deren eines vom Medianlobus, das andere vom Laterallobus entspringt. Von der hinteren Fläche des Dorsallobus geht der Nervus tegumentarius aus. Jedes der beiden Ganglia stomatogastrica verbindet sich mit dem Gehirn durch eine Wurzel, welche nahe der Medianlinie im Scheitel desjenigen Winkels entspringt, dessen Schenkel die beiden Dorsalloben bilden, indem sie sich nach oben vereinigen. — Die freie Oberfläche des Lobus dorsalis ist nicht in ihrer ganzen Ausdehnung mit Ganglienzellen belegt, die vielmehr an dessen Innen- und Hinterseite fehlen. Die Ganglienzellen sind besonders vorn sehr groß und entsenden ihre Fortsätze in den Lobus. Die Zellenrinde des Dorsallobus setzt sich ohne Grenze in die des Protocerebrums fort.

Der Lobus olfactorius (Flögel), Riechlappen (Leydig), Antennennervenlappen (Rabl-Rückhardt), Antennenanschwellung, Bulbus olfactorius (Dietl), Lobo olfattorio (Bellonci) ist ein deutlich sphärischer Körper an der Vorderseite des Lobus dorsalis, mit dem er durch einen kurzen dünnen Stiel verbunden ist. Er besteht aus einer zentralen und peripherischen Partie, welche deutlich gesondert sind. Die zentrale durchsetzt in Form eines Zylinders die peripherische. Die vordere Basis dieses Zylinders liegt unmittelbar unter den Zellen, welche den Lobus olfactorius bekleiden; die hintere Basis legt sich an den Dorsallobus an und bildet den Stiel des Riechlappens. Die meisten Fibrillen des Zylinders verlaufen zu dessen Achse parallel, die übrigen, vorwiegend dessen Oberfläche angehörenden, senkrecht zu den ersteren.

Die peripherische oder corticale Partie des L. olfactorius enthält zahlreiche Glomeruli olfactorii, d. h. Stellen, an welchen die Punktsubstanz eine besonders feine und dichte Struktur besitzt. Die Fibrillen des Zentralzylinders setzen sich ohne Grenze in die der kortikalen Partie fort.

Der Lobus olfactorius ist mit dem Lobus dorsalis durch einen kurzen Stiel verbunden, welcher aus einem Fibrillenbündel besteht, dessen Komponenten nicht nur aus der centralen, sondern auch aus der kortikalen Masse des L. olfactorius kommen. An diesem Stiel befindet sich als kleiner kugliger unterer Anhang ein accessorischer Lobus olfactorius mit ähnlichen Glomeruli, wie im corticalen Teil des L. olfactorius. Die aus ihm hervortretenden Fibrillen wenden sich aufwärts und mischen sich mit denen des Stiels des Hauptriechlappens. Das Chiasma optico-olfactorium setzt die beiden Riechlappen mit den beiden gestielten Körpern und mit dem Zentralkörper in Verbindung.

Die Ganglienrinde vom Dorsallobus des Deuterocerebrums setzt sich auf den Lobus olfactorius derart fort, daß sie dessen Innen- und Außenseite bedeckt. Die Ganglienrinde des Protocerebrums bedeckt die obere Seite des L. olfactorius, während die des Tritocerebrums seine untere Seite bekleidet; doch besitzt der Riechlappen eine ihm speziell eigene gangliöse Rinde, von deren Zellen er die Fortsätze bezieht. Diese bedeckt seine Vorderseite und besteht aus großen, plasmareichen, (morphologisch) unipolaren Ganglienzellen, welche ihre Ausläufer in die zentrale Substanz entsenden.

Der Nervus olfactorius oder antennalis entspringt von der vorderen äußeren Partie des Riechlappens. Nachdem er an seiner Basis die Zellenrinde der letzteren durchsetzt hat, teilt er sich in zwei Bündel: das vordere breitet seine Fibrillen an der äußeren Oberfläche des L. olfactorius aus, wo sie in die Corticalschicht eindringen und zwischen den Glomeruli olfactorii verschwinden; das hintere Bündel verbindet sich dagegen nicht mit dem L. olfactorius, zieht vielmehr an dessen Außenseite nach hinten und tritt von der Außenseite her in den Lobus dorsalis ein. — Ferner entspringt vom Riechlappen der sehr zarte accessorische Antennennerv.

Das Tritocerebrum (Tritencephalum).

Das Tritocerebrum besteht aus zwei Lappen, welche auf den ersten Blick keine direkte Verbindung miteinander zu haben scheinen. Die hintere Partie der Tritocerebralloben bedeckt oben die vordere Seite des deutocerebralen Dorsallobus, etwas tiefer die Vorderseite des Schlundkonnektivs; ihre Vorderseite ist unten frei, vorn vom L. olfactorius bedeckt. Die Tritocerebralloben bestehen aus Punktsubstanz; oben und innen wird ihr Gewebe sehr dicht und bildet Glomeruli, welche den Gl. olfactorii gleichen (Lobulus glomerulatus). Von diesem L. glomerulatus entspringt ein Fibrillenbündel, welches abwärts und nach hinten zieht und zwischen dem Lobus dorsalis des Deuterocerebrums und dem Tritocerebrallobus verlaufend schließlich in das Schlundkonnektiv eintritt.

Der Tritocerebrallobus jeder Seite verbindet sich mit dem Dorsallobus zunächst durch eine ziemlich umfangreiche Verlötung, ferner durch Fibrillen, welche aus dem Stiel des L. olfactorius kommen und z. T. direkt zum Lobulus glomerulatus gehen. Er steht ferner mit dem Protocerebrallobus der entgegengesetzten Seite in Verbindung

durch Vermittlung des Kreuzungsbündels, sowie mit dem Medianlobus des mittleren Protocerebrums, welcher ein Bündel entsendet, dessen Fibrillen sich teils zum Deuterocerebrum, teils zum Tritocerebrallobus begeben.

Der Labrofrontalnerv entspringt aus dem vorderen unteren Ende des Tritocerebrallobus und spaltet sich nach seinem Austritt aus dem Gehirn in zwei Arme, den Oberlippennerv (N. labralis) und den Nerv des G. frontale.

Der Tritocerebrallobus ist an seiner Außen-, Ober- und Vorderseite von einer aus großen Zellen bestehenden Rinde bekleidet. Von seinem unteren Ende entspringt ein zylindrischer Nervenstrang, welcher eine Strecke weit mit dem Schlundkonnektiv an dessen Vorderseite verläuft, sich aber von dem Konnektiv trennt und unter dem Ösophagus hindurch tritt, um sich schließlich mit dem Tritocerebrallobus der anderen Seite zu vereinigen (Transversalkommissur des Schlundringes). Tatsächlich handelt es sich also nicht um eine Konnektivalkommissur, sondern um einen Verbindungsstrang zwischen dem rechten und linken Tritocerebrallobus, der also mit Viallanes als Tritocerebralkommissur zu bezeichnen wäre (vgl. auch Liénard 1880).

Die Fasern, welche die Schlundkonnektive zusammensetzen, kommen aus allen drei Hauptteilen des Gehirns, dem Proto-, Deutero- und Tritocerebrum. Von der hinteren Partie des Protocerebrallobus entspringt eine beträchtliche Anzahl von Fibrillen, welche den Lobus dorsalis des Deutocerebrums durchsetzen und sich in das Schlundkonnektiv fortsetzen. Von dem hinteren Teile des Laterallobus des mittleren Protocerebrums geht ein zylindrischer Fibrillenzug von oben nach unten durch den Dorsallobus des Deuterocerebrums in das Schlundkonnektiv, welches ferner aus dem Dorsallobus des Deuterocerebrums zahlreiche Fibrillen erhält. Der Tritocerebrallobus gibt von seiner ganzen hinteren Seite Fibrillen an das Konnektiv ab.

Allgemeiner Bauplan und verschiedene Ausbildung des Gehirns.

Der allgemeine Bauplan des Gehirns stellt sich nach Haller (1905) wie folgt dar.

Die Tentakelganglien repräsentieren die primären Schlundganglien und stellen zusammen das Archicerebrum dar. Die beiden anderen paarigen Gehirnabschnitte gehören ursprünglich dem oralen (zweiten) und postoralen (dritten) Segmente an und bilden den sekundären Teil des Syncerebrums. „Somit involviert auch das primärste Arthroprodengehirn mindestens die Zusammensetzung von nervösen Teilen dreier Metamere ihrer Ahnen, der Anneliden." An dem Syncerebrum sind drei Regionen zu unterscheiden: 1. ein dorsales Gebiet (Protocerebrum), von dem aus die Innervation der Scheitelaugen stattfindet und welches die Intelligenzsphäre enthält (pilzhutförmige Körper oder Globuli); 2. jederseits vom dorsalen Gebiet das Sehganglion für das Komplexauge; 3. ventralwärts je ein Antennalganglion, das Deuterocerebrum, dem als ventraler Abschluß das Tritocerebrum folgt. Das Proto- und Deuterocerebrum faßt Haller in demselben Sinne auf, wie Viallanes, rechnet dagegen das Gebiet des Labral-, Mandibel- und Maxillarnerven nicht zum Tritocerebrum, sondern bezeichnet diese Gebiete als suboesophageale Ganglienmasse. — Die drei genannten

Abschnitte sind dadurch charakterisiert, daß sie drei Sinnessphären entsprechen: Das Protocerebrum jener der Scheitel- und Komplexaugen, das Deuterocerebrum jener der Antenne und das Tritocerebrum der des Kopfsinnesorganes (Tömösvarysches Organ). Hinsichtlich der Einzelheiten, die natürlich hier nicht Platz finden können, muß auf die sehr lesenwerten Abhandlungen Haller's verwiesen werden. (Vgl. auch Jonescu 1909.)

Die Größe des Gehirns ist keineswegs bei allen Insekten die gleiche, d. h. sie steht zu der Körpergröße oder Mächtigkeit des ganzen übrigen Nervensystems nicht in demselben Verhältnis, sondern kann sogar bei manchen Arten je nach dem Geschlecht nicht unerheblich verschieden sein. Die stattlichste Ausdehnung hat das Gehirn bei den Hymenopteren gewonnen, unter welchen wieder die staatenbildenden besonders durch die auffallende Größe dieses Organs ausgezeichnet sind. Die Hornisse (*Vespa crabro* L., Fig. 52) hat im Verhältnis zu ihrer Körpergröße ein größeres Gehirn als die übrigen Vespenarten, die Vespiden haben ein größeres als die Apiden. Das Tritencephalum, welches bei den Orthopteren und anderen Insekten deutlich abgegrenzt ist, verschmilzt bei den Wespen mit den benachbarten nervösen Partien derart, daß es nicht mehr als besonderer Abschnitt des Gehirns erscheint (Viallanes 1887).

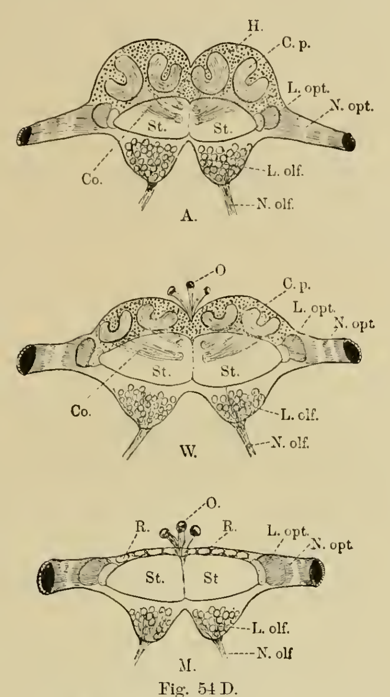


Fig. 54 D.
Schematischer Durchschnitt durch das Gehirn von *Lasius fuliginosus* Ltr.
A Arbeiter; *W* Weibchen; *M* Männchen.
(Nach Forel aus Escherich 1906.)

Cp Corpora pedunculata. *Co* Stiele der Corp. pedunculata. *H* zellige „Großhirn"-Rinde. *L. olf.* Lobus olfactorius. *L. opt.* Lobus opticus. *N. olf.* Nervus olfactorius. *N. opt.* Nervus opticus. *O* Ocellen. *R* schwach entwickelte Hirnrinde des ♂. *St* Gehirnstamm.

Die Verschiedenheit in der Ausbildung des Gehirns bei Formen derselben Art zeigen besonders deutlich die Formiciden. Namentlich mächtig im Vergleich mit anderen Insekten ist hier der gestielte oder pilzhutförmige Körper (Corpus pedunculatum) entwickelt, der in ähnlicher Entwicklungshöhe auch bei anderen sozialen Insekten gefunden wird und dessen Beschaffenheit mit den intellektuellen Fähigkeiten in engem Zusammenhang zu stehen scheint (vgl. Kenyon). Eben dieses Corpus pedunculatum ist bei den Arbeitern, Männchen und Weibchen der Ameisen in seiner Größe auffallend ver-

schieden: im männlichen Geschlecht erscheint es fast rudimentär und nur dürftig entwickelt, bei den Weibchen ist es ziemlich groß und wohl ausgebildet, während es bei der Arbeiterin den überwiegenden Teil des Gehirns repräsentiert. Dieser Gehirnbau steht mit den intellektuellen Leistungen dieser drei Formen in bester Übereinstimmung (Fig. 54 D), Forel.

Um zu erkennen, daß die Verschiedenheit in der Ausbildung der geistigen Fähigkeiten und der Instinkte Hand in Hand geht mit der verschiedenen Entwicklung des Gehirns, sind, wie die Ameisen, auch die Bienen mit ihren drei Formen (Königin, Drohne, Arbeiterin) sehr günstige Objekte (vgl. Fig. 54 A, B, C), welche neuerdings von Jonescu (1909) eingehend studiert worden sind. Der Raum gestattet es nicht, an dieser Stelle der Darstellung dieses Autors zu folgen. Wir fassen nur kurz die Resultate zusammen. — Das Gehirn der Königin ist am kleinsten, erheblich kleiner, als bei der Arbeiterin. Bei der Drohne ist das eigentliche Gehirn nicht größer als das der Arbeiterin, wohl aber sind die Sehlappen der Augengröße entsprechend sehr mächtig entwickelt. Hinsichtlich der Teile des Gehirns unterscheidet Jonescu konstante und veränderliche; die Verschiedenheiten betreffen vornehmlich die pilzhutförmigen Körper, die Antennenanschwellungen und die Sehlappen. „Die inneren Fibrillärorgane wie die Protocerebralloben, der Zentralkörper (Floegel), die Ocellarglomeruli und die Ocellarnervenbrücke zeigen im allgemeinen eine konstante Struktur und sind bei den drei Formen nicht merklich verschieden.“

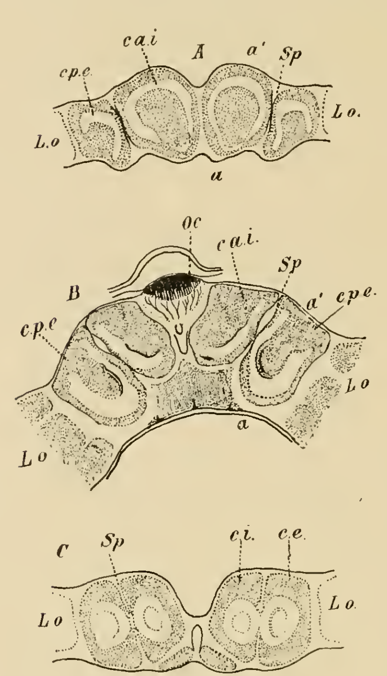


Fig. 54 A, B, C.
Horizontalschnitte durch das Gehirn der Biene: *A* Königin; *B* Drohne; *C* Arbeitsbiene. (Jonescu 1909.)
cai vordere innere Becher, *cpe* hintere äußere Becher der Corpora pedunculata, *ci* innere Becher, *ce* äußere Becher. *Sp* Spaltungsfurche. *Oc* medianer Ocellus. *Lo* Lobus opticus.

„Der Sehlappen (Lobus opticus) ist weitaus am größten am Gehirn der Drohne, viel kleiner am Gehirn der Königin. Diese verschiedene Größe der Sehlappen entspricht der verschiedenen Größe der Augen.“ Der Bau der Sehlappen ist bei den drei Formen wesentlich der gleiche. „Man wird nicht irre gehen, wenn man die großen Augen der Drohne

und die Größe ihres Lobus opticus mit dem Hochzeitsflug in Verbindung bringt. Die Drohne verfolgt die Königin im Fluge, wozu ohne Zweifel ein gutes Sehvermögen nötig ist."

„Was die Antennenanschwellungen (das Deuterocerebrum) betrifft, so finden wir diese dem Volumen nach bei der Drohne und bei der Arbeiterin ungefähr gleich groß, während sie bei der Königin erheblich kleiner sind. In der inneren Struktur fand ich aber einen bedeutenden Unterschied, insofern dieses Organ bei der Drohne nicht so kompliziert gebaut ist als bei der Arbeiterin. Die Zahl der Endbäumchen (Glomerulen) ist bei der Drohne erheblich geringer. Es ist also evident, daß die Sinnesfunktion der Antennen bei den Drohnen weniger hoch entwickelt ist als bei der Arbeitsbiene."

Besonders interessant ist auch hier wieder der pilzhutförmige Körper, in welchem die aus allen Teilen des Gehirns kommenden Leitungsbahnen zusammentreffen. „Sicherlich sind also die pilzförmigen Körper ein Ort der Verknüpfung der verschiedensten Sinneseindrücke, wahrscheinlich auch der Ort der erworbenen Assoziationen. Insofern könnte man sie als Organe der Intelligenz betrachten, eine Meinung, welche schon von Dujardin (1850) ausgesprochen und späterhin hauptsächlich von Floegel (1878) ausgeführt wurde. — Bei der Drohne sind die pilzförmigen Körper recht groß ausgebildet, größer als bei der Königin und kaum kleiner, als bei der Arbeitsbiene. Dabei ist allerdings in Betracht zu ziehen, daß der ganze Kopf und das ganze Gehirn der Drohne dem Volumen nach größer ist als bei der Arbeitsbiene, so daß also die pilzförmigen Körper einen relativ kleineren Teil des Gehirns bilden."

„Die pilzförmigen Körper der Arbeitsbiene sind bedeutend größer als diejenigen der Königin, und diese Tatsache darf wohl mit den höheren geistigen Fähigkeiten der Arbeitsbiene in Beziehung gesetzt werden. Auch bestehen feinere Unterschiede in bezug auf die Gestalt und die Lage der Becher der pilzförmigen Körper."

„Jedenfalls bestehen Beziehungen zwischen den verschiedenen Instinkten und Tätigkeiten der drei Formen der Bienen einerseits und dem Bau des Gehirns andererseits, wenn wir auch nicht imstande sind, die Bahnen genauer zu bezeichnen, auf welchen die einzelnen Tätigkeiten beruhen. Die Verschiedenheit der Gehirne der Drohne, der Arbeitsbiene und der Königin entspricht offenbar der Verschiedenheit der Fähigkeiten und Tätigkeiten."

In seiner Untersuchung über die phylogenetische Entwicklung des Hymenopterengehirns kommt H. v. Alten (1910) zu folgenden Ergebnissen: „Trotz des durchaus einheitlichen Bauplanes des Hymenopterengehirns zeigen sich bei den einzelnen Unterordnungen doch mannigfache Verschiedenheiten, insbesondere der drei variablen Teile: der pilzhutförmigen Körper, des Lobus opticus und des Lobus olfactorius."

Die pilzhutförmigen Körper treten zunächst nur sehr wenig hervor (Tenthredinidae) und gewinnen bei den Uroceriden, Ichneumoniden und Apiden immer mehr an Ausdehnung, um bei den Vespiden ihre höchste Ausbildung zu erreichen. Die Spaltfurche zwischen den Globuli (la scissure du corps pédonculé, Viallanes) wird erst von den Ichneumoniden an deutlich erkennbar und verläuft nur bei den Cynipiden von hinten lateral nach vorn medial, dagegen bei der Mehrzahl der übrigen Arten von hinten medial nach vorn lateral (ganz extrem bei den Ichneumoniden und Braconiden); nur selten und bei den hochentwickelten

Formen (*Apis mellifica* L. Arbeiter, *Vespa vulgaris* L. ♀ u. Arbeiter) zieht sie annähernd gerade von vorn nach hinten.

„Die Ganglienzellen der Globuli haben bei den Aculeaten eine weitere Differenzierung in eine mediale und eine zweite, sie ringförmig umgebende Gruppe erfahren." Die Marksubstanz der Globuli tritt in vier verschiedenen Typen auf: 1. der keulen- oder kolbenförmige Typus (Tenthrediniden). Aus ihm entwickelt sich infolge einer mittleren Vertiefung 2. der Schalentypus (Cynipiden, Uroceriden). Durch weiteres Auswachsen der Schalenränder und durch mannigfaltige Verdickungen und Aufwulstungen entsteht eine Vergrößerung der Oberfläche. Diese Umbildungen führen einmal zur Entwicklung 3. des Kelchtypus (Ichneumoniden und Braconiden) und zweitens zur Ausbildung 4. des Bechertypus (Aculeaten).

Bei den Ichneumoniden erreicht der Lobus olfactorius, dessen Größe variabel ist, qualitativ und quantitativ die höchste Ausbildung (vgl. die Lebensweise der Ichneumoniden).

Nimmt man für die phylogenetische Spekulation die verschieden hohe Ausbildung der Instinkt- und Reflextätigkeit, wie sie sich in der Lebensweise, der Eiablage, dem Nestbau, der Brutpflege usw. äußert, zum Ausgangspunkt und berücksichtigt hierbei die Gehirne und namentlich die pilzhutförmigen Körper als die hauptsächlichsten Reflex- und Assoziationszentren, so sind zweifellos die Tenthrediniden als die ursprünglichsten Hymenopteren anzusehen. Ihnen nahe verwandt sind die Cynipiden und Uroceriden, ohne daß jedoch Cynipiden und Uroceriden in eine Linie gebracht werden könnten; beide haben sich vielmehr gesondert aus den Tenthrediniden entwickelt, indem die Cynipiden den Keulentypus der Globuli zum Schalentypus weiterbildeten und die ihnen allein eigentümliche Verlagerung der Spaltfurche entwickelten, während andererseits die Uroceriden unter Ausbildung des noch schwach entwickelten Schalentypus die Lage der Spaltfurche so beibehielten, wie wir sie bei allen anderen Hymenopteren wiederfinden. Die Weiterbildung hat von den Uroceriden aus stattgefunden, indem das Volumen der Markschale durch Auswachsen der Ränder vergrößert wurde und die Globuli in ihrer nächsthöheren Entwicklungsstufe bei den Ichneumoniden auftreten. „Bevor jedoch bei diesen die vollständige Ausbildung der Kelchform der Globuli, die extreme Lagerung derselben hintereinander und die Drehung der Markmassen des Lobus opticus vollständig erfolgt war, müssen sich die Fossorien, die Stammgruppe der Aculeaten, von dieser Reihe abgezweigt haben, bei denen die bereits ausgewachsenen Ränder der Schale sich nicht nach außen, sondern mehr nach innen wandten, wodurch sich der Bechertypus der Aculeaten herausbildete."

Die Wespen zeigen im Bau ihres Gehirns eine so aberrante Form, daß sie von heute lebenden Fossorien nicht abgeleitet werden können; sie müssen sich von „Profossorien" abgezweigt haben. Das Gehirn der rezenten Fossorien folgt schon ganz dem Bautypus des *Apis*-Gehirns. Sie führen ungezwungen zu den Archiapiden, „von denen aus man weiter ein zunehmendes relatives Wachstum der pilzhutförmigen Körper und einen allmählich immer klarer sich herausdifferenzierenden, sexuellen Dimorphismus unter Bevorzugung der Weibchen nachweisen kann, sowohl bei den Gastrilegiden (höchste Form *Anthidium*), als auch bei den Podilegiden, und zwar im großen und ganzen in einer Reihenfolge, die mit der von Friese unter hauptsächlicher Berücksichtigung des ver-

schieden vollkommen ausgebildeten Sammelapparates aufgestellten übereinstimmt. Die mächtigere Entwicklung der pilzhutförmigen Körper findet sich bei den Podilegidae, die mit ihren höchsten Formen zu *Apis mellifica* L. und über *Anthophora* zu *Bombus* hinüberleiten."

v. Alten konstatiert ferner, „daß Verschiedenheiten in der Ausbildung des Zentralnervensystems auch bei den solitären Apiden existieren," — „daß ferner die höchsten Werte in der Reihe der Podilegiden (*Bombus*) erreicht werden, die jedoch beim Übergang zu den perennierenden Staaten (*Apis*) eine Verminderung erfahren, — daß schließlich — sexuelle Differenzen bei allen untersuchten Arten der solitären Apiden bestehen, ohne daß man aber bei den niederen Formen bereits von einem Prädominieren des weiblichen Geschlechtes sprechen könnte." Die Männchen der Schmarotzerbienen zeigen nur eine geringe Reduktion, die Weibchen dagegen eine erhebliche Rückbildung der pilzhutförmigen Körper.

Bei den nicht perennierenden Hummel- und Wespenstaaten ist das Weibchen am höchsten entwickelt, worauf die Arbeiterinnen und schließlich die Männchen folgen, während bei Apis mellifica die Arbeiterinnen höher stehen als Weibchen und Männchen.

IV. Das untere Schlundganglion.

Das untere Schlundganglion, gewöhnlich im Kopf gelegen, ist z. B. bei *Rhizotrogus* in den Thorax gerückt und steht durch kurze Konnektive mit dem prothorakalen Ganglion in Verbindung. Es enthält das Zentrum, welches die Gesamtbewegung, die koordinierte Bewegung aller drei Extremitätenpaare des Thorax, reguliert, welche jedes für sich durch ihr zugehöriges thorakales Knotenpaar dirigiert werden. Die im ganzen zustande kommende Gehbewegung hat ihr Zentrum im Ganglion suboesophageum (Faivre, Binet), daher der dekapitierte *Rhizotrogus* (der ja mit dem Kopfe nur das Gehirn, aber nicht das untere Schlundganglion verliert) noch sehr wohl zur geordneten Gehbewegung fähig ist, während andere dekapitierte Käfer (die mit dem Kopfe auch das untere Schlundganglion einbüßen) keine geordnete Gehbewegung mehr auszuführen vermögen.

Das in Rede stehende Ganglion innerviert die drei Paare der Mundextremitäten (Mandibeln, Maxille I und II). Wie diese primär je einem Segmente angehören, entfällt ursprünglich auf jedes dieser Segmente ein Doppelknoten: das untere Schlundganglion ist also das sekundäre Verschmelzungsprodukt dieser drei Kieferganglien (des protognathalen, deutognathalen und tritognathalen Ganglions), wie bei der Imago so auch bei der Jugendform und Larve. Wenn nun das Gehirn sich ebenfalls aus drei primären Doppelknoten zusammensetzt, so enthält der Kopf der Insekten ursprünglich sechs Ganglienpaare; und da je ein primärer Doppelknoten zu einem Segmente gehörte, so besteht der Kopf aus sechs miteinander verschmolzenen Segmenten. Das obere Schlundganglion kann man als Procephalum von dem Unterschlundganglion (Gnathocephalum) unterscheiden.

An seiner ventralen Seite läßt das untere Schlundganglion drei hintereinander gelegene Hügel erkennen, welche den drei primären

Doppelknoten entsprechen, wie auch der feinere Bau dieser Ganglienmasse beweist. Das Ganglion mandibulare zeigt an seiner Dorsalpartie zahlreiche große Zellen (Fig. 55), welche für diese Partie des Nervensystems charakteristisch sind. Man darf annehmen, daß sie jenes Zentrum für die koordinierte Bewegung der Beine (eine Art Cerebellum, Binet) darstellen, welches im unteren Schlundganglion liegt. Das Ganglion maxillare gleicht dem typischen Subintestinalganglion (vgl. später), ebenso das Ganglion labiale.



Fig. 55.
Schnitt durch das Mandibularganglion von *Melolontha vulgaris* Fabr., vergr. (Binet 1894.)

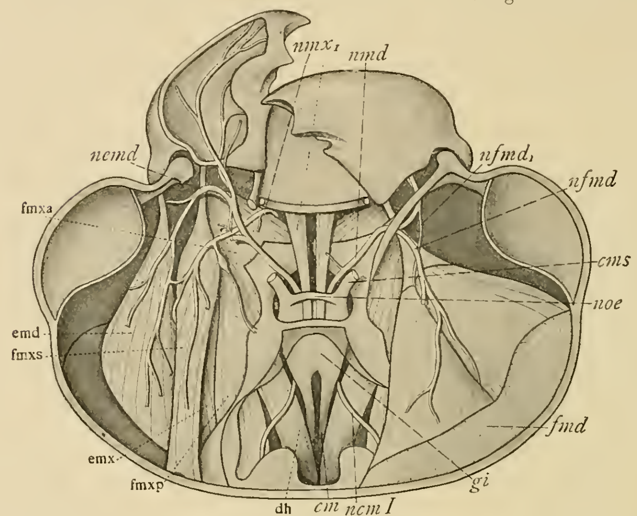


Fig. 56.
Kopf von *Dytiscus marginalis* L. von oben geöffnet zur Demonstration des Unterschlundganglions, der Querkommissur, der Mandibelnerven und des Maxillennerven. (Holste 1910.)

nmx Nervus maxillaris. *nmd* Norvus mandibnlaris. *nfmd* Nerv des Musc. flexor mandibulae. *cms* Schlundcommissur. *noe* Commissura transversalis. *fmd* Musc. flexor mandibulae. *gi* Ganglion infraoesophageum. *ncm I* Nervus jugularis primus. *dh* Musc. depressor capitis horizontalis. *fmxp* Musc. flexor maxillae posterior. *emx* Musc. extensor maxillae. *fmxs* Musc. flexor maxillae superior. *fmxa* Musc. flexor maxillae anterior. *nemd* Nervus musc. extensoris mandibulae. *emd* Musc. extensor mandibulae.

Die Nerven des unteren Schlundganglions. Der erste dieser Nerven, der N. mandibularis, entspringt etwas unter dem Schlundringe der Unterseite des Ganglions und entsendet zahlreiche Zweige, deren Lage und Verlauf die Fig. 56 zeigt.

Der N. maxillaris ist stark und reich verzweigt. Sämtliche zu den Maxillarmuskeln ziehenden Zweige entspringen von ihm bald nach seinem Austritt aus dem Ganglion in etwa gleicher Höhe (vgl. Fig. 57).

Aus dem dritten primären Ganglion des Gnathocephalums (6. Kopfganglion) entspringen drei Nervenpaare.

1. Der N. labialis als unterster und innerster der drei Nerven des Unterschlundganglions, welcher direkt von dessen Unterseite ausgehend in leicht gewundenem Laufe dem Levator labii platt angeschmiegt nach vorn geht und dann unter dem Levator glossae internus hindurchtritt,

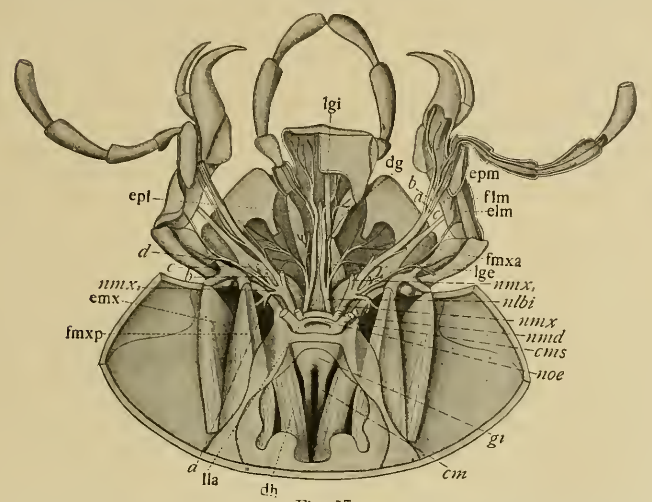


Fig. 57.

Kopf von *Dytiscus marginalis* L. von oben geöffnet, zur Demonstration des Unterschlundganglions, der Quercommissur, des Maxillar- und Labialnerven. (Holste 1910.)

lgi Musc. levator glossae internus. *dg* Musculus depressor glossae. *a, b, c* drei Äste des Nervus maxillaris. *epm* Musc. extensor palpi maxillaris. *flm* Musc. flexor lobi externi maxillaris. *elm* Musc. extensor lobi externi maxillaris. *fmxa* Musc. flexor maxillae anterior. *lge* Musc. levator glossae externus. nmx_1 Zweig des Nervus maxillaris. *nlbi* Nervus labialis. *nmx* Nervus maxillaris. *nmd* Nervus mandibularis. *cms* Schlundcommissur. *noe* Commissura transversalis. *gi* Ganglion infraoesophageum. *cm* Längscommissur. *dh* Musc. depressor capitis horizontalis. *lla* Musc. levator labii. *fmxp* Musc. flexor maxillae posterior. *emx* Musc. extensor maxillae. nmx_2 Zweig des Nervus maxillaris (ebenso *b, c, d*). *epl* Musc. extensor palpi labialis.

um sich in der Zunge (Ligula s. Glossa) und den Nebenzungen (Paraglossae) zu verzweigen. Er gibt zwei Äste ab, deren einer die Kehle (Gula) und das Kinn (Mentrum) sowie die Muskeln der Unterlippe versorgt und schließlich wieder mit dem Truncus verschmilzt, während der andere weiter vorn entspringende das Palparium und die Lippentaster durchzieht (Fig. 57).

2. Der erste Jugularnerv (N. jugularis primus) entspringt etwas hinter dem Labialnerven in der Höhe der seitlichen Mittellinie des Ganglions und zieht zunächst schräg abwärts unter dem Depressor capitis horizontalis hindurch, steigt an dessen Außenseite empor und tritt oberhalb des Darms an der Dorsalseite des Hinterhauptsloches in

den Prothorax ein. Der Hauptstamm innerviert den Rotator capitis superior.

3. Der zweite Jugularnerv (N. jugularis secundus) entspringt aus dem hinteren Teile des Unterschlundganglions kurz vor dessen Übergang in die Kommissuren, ist bedeutend kräftiger als der erste und innerviert eine größere Anzahl der Beweger des Kopfes. Holste faßt ihn als ersten Kommissuralnerven auf. Er ist bei *Melolontha* und anderen Käfern, deren Kopf wenig beweglich ist, weit schwächer entwickelt. — Hinsichtlich der weiteren Einzelheiten sei auf die Arbeit von Holste (1910) verwiesen, deren klare textliche und bildliche Darstellung Anerkennung verdient.

V. Bau eines thorakalen Ganglions.

Von dem Bau des zweiten thorakalen Ganglions gibt Binet (1894) folgende Darstellung, welche sich auf *Rhizotrogus solstitialis* L. bezieht

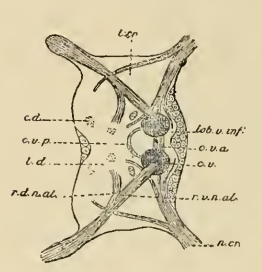


Fig. 58 a.

Querschnitt durch das erste Thoraxganglion von *Rhizotrogus solstitialis* L.; schematisch. (Binet 1894.)

lcr Cruralłobus. *cd* Dorsalconnective. *cvp* hintere Ventralcommissur. *ld* Dorsallobus. *r.d.n.al* dorsale Wurzel des Flügelnervs. *r.v.n.al.* ventrale Wurzel des Flügelnervs. *cv* Columna ventralis. *c.v.a.* vordere ventrale Commissur. *lob.v.inf.* unterer Ventrallobus. *n.cr* Nervus cruralis. *n.al.* Flügelnerv. *m.cr.* Verdickung des Cruralnervs.

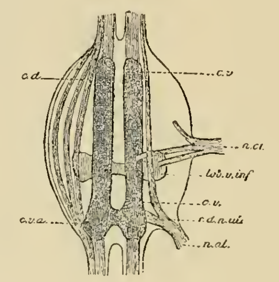


Fig. 58 c. (cf. Text.)

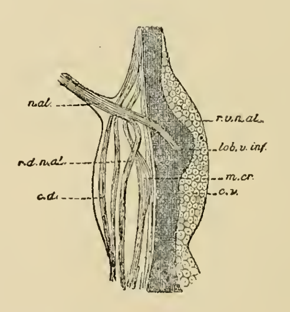


Fig. 58 b. (cf. Text.)

(Fig. 58). Das Ganglion besteht aus folgenden drei Lappen: dem Lobus dorsalis, L. ventralis (beide unpaar und median gelegen) und dem Lobus cruralis, welcher paarig ist und lateral liegt. Keiner dieser Abschnitte ist von den anderen durch eine deutliche Grenze gesondert.

Der Ventrallobus enthält als wichtiges Organ die Columna ventralis. Sie besteht aus zwei Punktsubstanzmassen von großer Dichtigkeit, welche annähernd zylindrische Gestalt haben und sich von vorn nach

hinten erstrecken. Fig. 58 a zeigt sie im Schnitt, Fig. 58 c von oben und Fig. 58 b von der Seite. Vorn sind beide Säulen (Columnae) durch eine breite Kommissur verbunden (Commissura ventralis anterior); eine zweite bogenförmige Kommissur, welche hinter der erstgenannten liegt, verbindet die Columnen ebenfalls (Comm. ventr. posterior). Von den beiden Enden der Columnae ventrales gehen Fibrillenbündel aus, welche in die benachbarten Ganglien ziehen und die Ventralkonnektive darstellen. — Etwas unter der Columna ventralis liegt der Lobus ventralis inferior, welcher aus zwei Punktsubstanzmassen besteht, die durch quere Fasern miteinander in Verbindung stehen.

Der Dorsallobus besteht aus fibrillärer Substanz von geringerer Dichtigkeit, als dem Ventrallobus eigen ist. Diese Dorsalregion ist von vorn nach hinten von mehreren Konnektiven durchzogen, den Dorsalkonnektiven, die man als oberes, mittleres und unteres unterscheiden kann; das obere streicht längs des Dorsalrandes des Ganglions, das mittlere liegt wenig unter ihm und das untere durchsetzt eine Partie fibrillärer Substanz, den Lateralhügel. Die Dorsalkonnektive sind paarig, nur die mittleren vierfach.

Ventral- und Dorsallobus setzen sich seitlich mit dem Crurallobus in Verbindung, welcher die Hauptfibrillen des Cruralnervs aufnimmt und natürlich in den Ganglien der beinlosen Abdominalsegmente fehlt. Er weist eine ventrale Verdickung auf, dessen fibrilläre Substanz der des Ventrallobus gleicht und als untere Cruralmasse bezeichnet werden kann. Über ihm sondert sich in unvollkommener Weise eine andere kleine Masse ab, in welche die unteren Dorsalkonnektive eintreten, der Lateralhügel.

Der Nervus cruralis tritt an derjenigen Partie in das Ganglion ein, in welcher dessen Lateral- und Ventralfläche ineinander übergehen. Die meisten seiner Wurzeln verlieren sich in der Fibrillärsubstanz des Crurallobus; einige ziemlich schwache, mit Tracheen vermischte scheinen sich in den Dorsallobus zu begeben, doch kann man sie nicht weit verfolgen; andere stärkere ziehen zum Lobus ventralis inferior und in die Columna ventralis.

Der Vorderflügelnerv (Elytrennerv) unterscheidet sich auf den ersten Blick von den Beinnerven durch die Abwesenheit eines besonderen, ihm zugehörigen Lappens. Er tritt da in das Ganglion ein, wo dessen dorsale und laterale Fläche ineinander übergehen. Gleich nach seinem Eintritt gibt er eine sehr dünne, dorsale Wurzel ab, die übrigens möglicherweise nicht ganz konstant auftritt und manchen Coleopteren fehlen dürfte. Weiterhin senkt sich der Flügelnerv schief nach unten und innen in das Ganglion ein und teilt sich in zwei Wurzeln, deren eine sich zur Columna ventralis begibt als ventrale Wurzel des Flügelnervs, während die andere als untere dorsale Wurzel einen oben konkaven Bogen beschreibt und sich von unten nach oben und vorn nach hinten wendet; sie ist für den Dorsallobus bestimmt, den sie eine Strecke weit durchzieht. Bei den Käfern, welche das Flugvermögen verloren haben (*Blaps mortisaga* L., *Timarcha tenebricosa* F., *Carabus auratus* L. wurden von Binet untersucht), erfahren die Wurzeln des Flügelnervs eine Reduktion. Die dorsale obere Wurzel bleibt erhalten, ebenso die ventrale, welche viel voluminöser ist als die erstgenannte. Die Verkümmerung bezieht sich nur auf die dorsale untere Wurzel; ob sie vollständig verschwindet, wurde nicht mit Sicherheit ermittelt. Da der Flügelnerv nicht reiner Flügelnerv ist, sondern zugleich den parietalen Nerv (vgl. die abdominalen Parietal-

nerven) enthält, dürfte der Flügelnerv der flugunfähigen Käfer mit seiner reduzierten Wurzel nur noch dem Parietalnerv entsprechen. — Der Flügelnerv hat eine sensitive ventrale und eine motorische dorsale Wurzel. Die Columna ventralis und der Lobus ventralis inferior nehmen sensible Fasern auf, sind also sensible Zentren, während der Lobus dorsalis motorische Fasern empfängt und somit das motorische Zentrum repräsentiert.

Die fibrilläre Substanz ist von einer Ganglienzellenschicht umgeben, deren Komponenten unipolar sind und sich zu Häufchen gruppieren. Sie variieren ihrer Anzahl und Bedeutung nach mit den Gegenden, welchen sie angehören. Auf der Dorsalseite des Ganglions sind sie nur in geringer Anzahl vorhanden, jedoch sehr groß; sie liegen der Medianlinie sehr genähert und in manchen Fällen (1. Thorax-Ganglion) sind nur 6—8 entwickelt. Im Gegensatz hierzu sind seitlich und ventral sehr zahlreiche Nervenzellen vorhanden, welche in 4—5 Schichten angeordnet liegen. Ihre Größe ist teils sehr gering, teils steht sie hinter jener der Dorsalzellen zurück.

Hinsichtlich der feineren Details muß auf die Arbeit von Binet verwiesen werden, der wir auch die Daten über den Bau des abdominalen Ganglions entnehmen.

Die Nerven der thorakalen Ganglien.

A. Ganglion prothoracis. Die aus ihm entspringenden Nerven verhalten sich ihrer Anzahl nach bei den Käferfamilien verschieden. Bei *Carabus* sind drei getrennte Paare von Nerven vorhanden, deren jeder sich wieder unmittelbar nach dem Austritt aus dem Ganglion in mehrere Äste teilt. Bei *Melolontha* dagegen entspringen alle Nerven des Prothorax einem Stamm ,der sich dann weiter teilt und unter seinen Zweigen die drei charakteristischen Hauptäste erkennen läßt, welche den drei Nerven von *Carabus* entsprechen. Holste (1910) unterscheidet bei *Dytiscus* folgende sechs Nervenpaare:

1. N. sternalis prothoracis: ein schwacher an der Vorderseite des Ganglions etwas unterhalb und hinter den Konnektiven entspringender Nerv, welcher mit mehreren Ästen das Sternum innerviert und sich hier zwischen den Drüsenmassen, die das ganze Sternum erfüllen, verzweigt.

2. N. coxalis anterior prothoracis, entspringt vor der Mitte des Ganglions am Seitenrande der Dorsalfläche und zieht in beträchtlicher Stärke im vorderen Abschnitt des Prothorax schräg nach oben und seitwärts, wobei er in seinem Verlaufe sehr platt gedrückt, bandartig erscheint, sich spaltet und bald darauf wieder zusammenfließt. Seine Äste versorgen teils die Drüsen des Prothorax, teils die Muskeln. (Hinsichtlich der Drüsen vgl. Kap. Haut. Es handelt sich um die Produzenten des milchigen Sekretes.) Im übrigen sei auf Fig. 59 und Holste's (1910) Arbeit verwiesen.

3. N. coxalis posterior prothoracis, entspringt am weitesten hinten, ziemlich in der Höhe der seitlichen Mittellinie des Ganglions. Er hat drei Äste, deren einer mit zwei Ästen den Flexor coxae, der zweite ebenfalls diesen Muskel und der dritte die Flexores trochanteris major et minor innerviert.

4. N. coxalis inferior prothoracis, entspringt ungefähr in der Mitte der Seitenfläche des Ganglions zwischen dem vorderen Hüftnerv, dem

Brustnerv und dem Beinnerv, tritt in die Coxa und verschmilzt an deren Ende mit dem Beinnerven. In seinem freien Verlauf gibt er mehrere Äste ab.

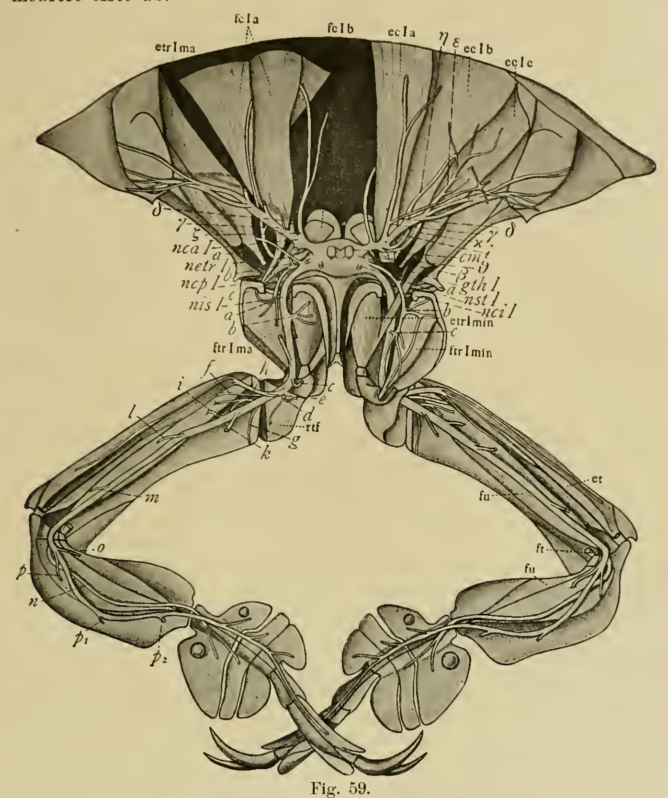


Fig. 59.

Prothorax von vorn geöffnet (Querschnitt). Auf der linken Seite sind die Musculi extensores coxae weggenommen; die Figur zeigt das Prothoracalganglion und den Verlauf der Nerven, welche aus ihm entspringen, von *Dytiscus marginalis* L. ♂. (Holste 1910.)

fcla, fclb Musculi flexores coxae prothoracis. *etrlma* Musc. extensor trochanteris prothoracis. α, β, γ, δ usw. Äste des Nervus coxalis anterior prothoracis. *ncal* Nervus coxalis anterior prothoracis. *netrl* Nervus extensoris trochanteris. *ncpl* Nervus coxalis posterior prothoracis. *nisl* Nervus ischiadicus. *a, b, c* usw. Nervenzweige. *ftrlma* Musc. flexor trochanteris major. *rtf* Musc. rotator. femoris. *fu* Musc. flexor unguium. *ft* Musc. flexor tibiae. *et* Musc. extensor tibiae. *ftr l min* Musc. flexor trochanteris minor. *etrlmin* Musc. extensor trochant. proth. minor. *ncil* Nervus coxalis inferior prothoracis. *nstl* Nervus sternalis prothoracis. *gthl* Ganglion prothoracis. *cm* Connectiv. *ecl a, b, c* Musculi extensores coxae prothoracis.

5. N. extensoris trochanteris prothoracis entspringt nicht direkt vom Ganglion, sondern als Nebenast des Beinnerven von dessen Außenseite nahe seinem Ursprung. Holste führt ihn als selbständigen Nerven deshalb auf, weil der ihm entsprechende Nerv des Meso- und Metathorax

vom Beinnerven gesondert aus dem Ganglion entspringt. Er tritt an den Extensor trochanteris major heran.

6. Der N. ischiadicus prothoracis (Beinnerv, Nervus cruralis) entspringt zwischen dem unteren und hinteren Hüftnerven, etwas ventralwärts verschoben, als starker Stamm, durchläuft die Hüfte in geradem Zuge, den Trochanter an der Außenseite, durchsetzt ferner in geradem Verlauf das Femur, und reicht durch Tibia und Tarsus bis zu den Ungues. Die zahlreichen Äste für die Muskeln des Beines beschreibt Holste, auf dessen Arbeit hier verwiesen werden muß.

B. Ganglion mesothoracis. Zwischen dem pro- und mesothorakalen Ganglion entspringt dem Konnektiv ein Nerv, welcher, wenn der zweite Jugularnerv als erster Kommissural- oder besser Konnektivalnerv aufgefaßt werden kann, als zweiter Konnektivalnerv bezeichnet werden darf. Er entspringt etwas hinter der Mitte des Konnektivs und entsendet einen dem Konnektiv parallel verlaufenden Ast, welcher dicht vor dem Ganglion wieder mit dem Konnektiv oder auch mit dem Ganglion selbst verschmilzt, nachdem er kurz zuvor einen zarten Ast zum Elytrennerv gesandt hat. Der Konnektivalnerv versorgt ferner den Retractor prothoracis mit kräftigen Ästen.

Der Elytrennerv (N. alae mesothoracis) entspringt als kräftiger Stamm am oberen Vorderrande des Ganglions und zieht schräg nach oben über den Flexor coxae, den Extensor trochanteris und Levator elytri zu den Elytren. Hier wird er dreiästig (was nach Blanchard für die Coleopteren charakteristisch ist) und die drei Hauptäste begeben sich in die drei Hauptadern des Flügels.

Die für den Prothorax angeführten sechs Nervenpaare wiederholen sich auch im Mesothorax.

C. Ganglion metathoracis. Aus dem kurzen Konnektiv zwischen meso- und metathorakalem Ganglion entspringt gewöhnlich der dritte Konnektivalnerv in zwei getrennten Ästen, deren hinterer einen Zweig an den Flügelnerv entsendet, während sein Hauptast den Retractor mesothoracis versorgt. Oft ist jedoch der ganze Kommissuralnerv mit dem Flügelnerv verschmolzen und entspringt aus ihm kurz nach seinem Austritt aus dem Ganglion.

Der Flügelnerv (N. alae metathoracis) entspringt als einziger vom Vorderrande des Ganglions. Er zieht von der Ventralseite des Ganglions jederseits im Bogen schräg nach oben zum Flügel. Nach Abgabe zahlreicher Äste an die Muskeln (vgl. Holste!) dringt der Nerv schließlich durch das Flügelgelenk in die dritte Flügelader ein und scheint hauptsächlich das Chordotonalorgan des Flügels zu innervieren.

Die übrigen sechs Nerven entsprechen denen der beiden ersten Thoraxsegmente.

VI. Bau der abdominalen Ganglien.

Obwohl bei *Rhizotrogus* die abdominale Ganglienkette das äußere Aussehen einer einheitlichen Masse besitzt, sind doch die sie zusammensetzenden einzelnen Doppelknoten wohl geordnet und genau so entwickelt wie die primären abdominalen Doppelknoten, welche ihre ursprüngliche Lage beibehalten haben. Binet vertritt die Ansicht, daß der abdominale Doppelknoten das typisch gebaute Ganglion darstelle, welches dessen Fundamentalorganisation in Erscheinung treten lasse.

Jeder abdominale Doppelknoten entsendet motorische und sensible Nerven, deren erstere die Respirationsbewegungen des Abdomens leiten, daher die Ganglien vorwiegend als respiratorische angesehen werden können. Das Ganglion wiederholt in seinem Bau gleichsam die Einfachheit des abdominalen Segmentes; man kann es einem mesothorakalen Ganglion vergleichen, welchem die Cruralloben fehlen. Seine Breitenentwicklung bleibt wegen des Fehlens dieser Teile hinter der der thorakalen Ganglien zurück. Abgesehen von diesem Unterschiede stimmt der abdominale Doppelknoten fast in allen Einzelheiten seines Baues mit dem thorakalen überein. Die Columna ventralis zeigt die gleiche Lage, besteht aus zwei symmetrischen Hälften, welche anfangs getrennt, weiterhin aber durch eine breite Querkommissur miteinander verbunden sind (Commissura ventralis anterior); darauf trennen sie sich wieder, und nach kurzem Verlauf tritt die bogenförmige Commissura ventralis posterior auf. Die Konnektive, welche durch den Lobus dorsalis hindurchtreten, sind etwas schwächer. Jedes abdominale Ganglion entsendet bei *Rhizotrogus* nur ein Nervenpaar (N. abdominalis) von geringerer Stärke. Der Nerv entspringt jederseits zwischen seitlicher und oberer Fläche des Ganglions; er teilt sich in zwei Wurzeln, deren eine zur oberen Region des Lobus dorsalis verläuft und von zahlreichen Tracheen begleitet ist, während die zweite stärkere sich ihrerseits wieder in zwei Wurzeln gabelt, welche beide ventral, jedoch hintereinander liegen. Die vordere geht direkt zur Columna ventralis und dringt in diese fast auf der Höhe der Com. ventr. ant. ein; die hintere begibt sich zum Lobus ventralis inferior. Der abdominale Nerv zeigt somit weitgehende Übereinstimmungen mit dem Flügelnerv: er besitzt keinen eigenen Lobus im Ganglion, wie ihn der Cruralnerv hat, und zeigt eine obere dorsale sowie eine ventrale Wurzel. Daraus ergibt sich als vergleichend anatomisches Resultat, daß die Flügel nicht unter den gleichen Gesichtspunkt fallen wie die Beine, sondern besondere Bildungen der Thoraxwand darstellen. Der Hauptunterschied zwischen Flügelnerv und Abdominalnerv liegt in der unteren dorsalen Wurzel, welche dem letzteren vollständig fehlt und als eine Neuerwerbung des Flügelnerven erscheint. Die physiologischen Experimente von Faivre und Binet haben zu dem Resultat geführt, daß der Ventrallobus der Ganglien sensibler, der Dorsallobus motorischer Natur ist. Im Gegensatz hierzu fand Kenyon motorische Zellen auf der Ventralseite des unteren Schlundganglions.

Peripherische Nerven.

Die peripherischen Nerven werden von einer sehr großen Anzahl querer Faserzüge gebildet, die von allen Regionen der Ganglien, welchen sie zugehören, kommen, in der Regel aber unten seitlich oder ganz ventral entspringen, sich dann dorsalwärts wenden und schließlich von oben kommend mit denjenigen Faserbündeln zur Bildung des peripherischen Nerven zusammentreten, die in den Trennungsebenen der einzelnen Knoten von den an Faseranzahl stets geringer werdenden Längsstämmen abtreten. Da der periphere Nerv in der Regel aus der hinteren Partie der einzelnen Ganglien austritt, so müssen die Querzüge, die vorn im Knoten entspringen, mit ihrer Krümmung von unten nach oben zugleich eine Biegung von vorn nach hinten verbinden (Michels 1880).

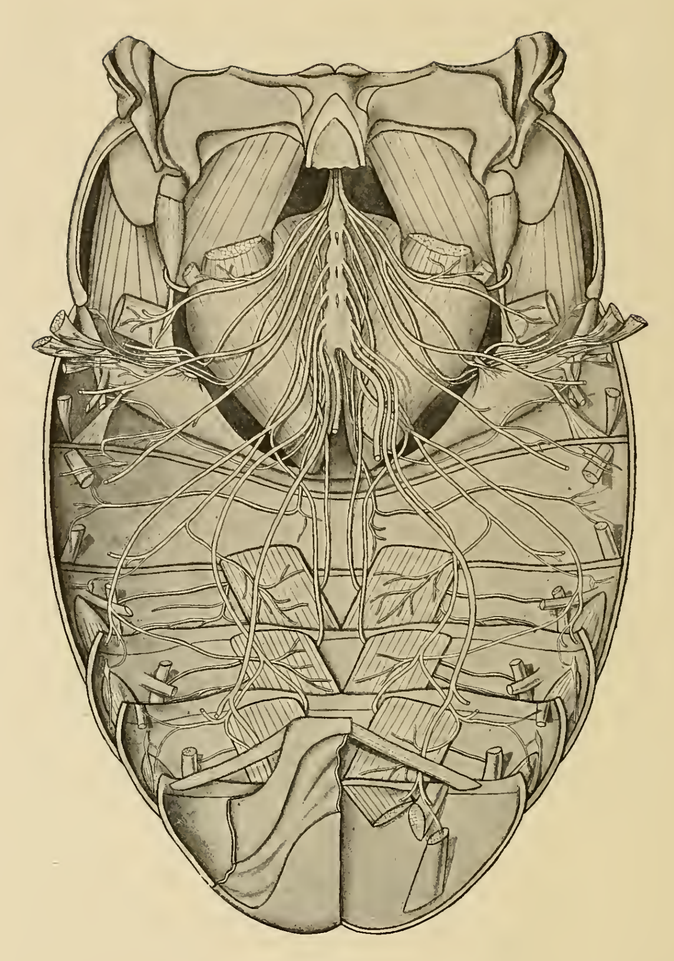
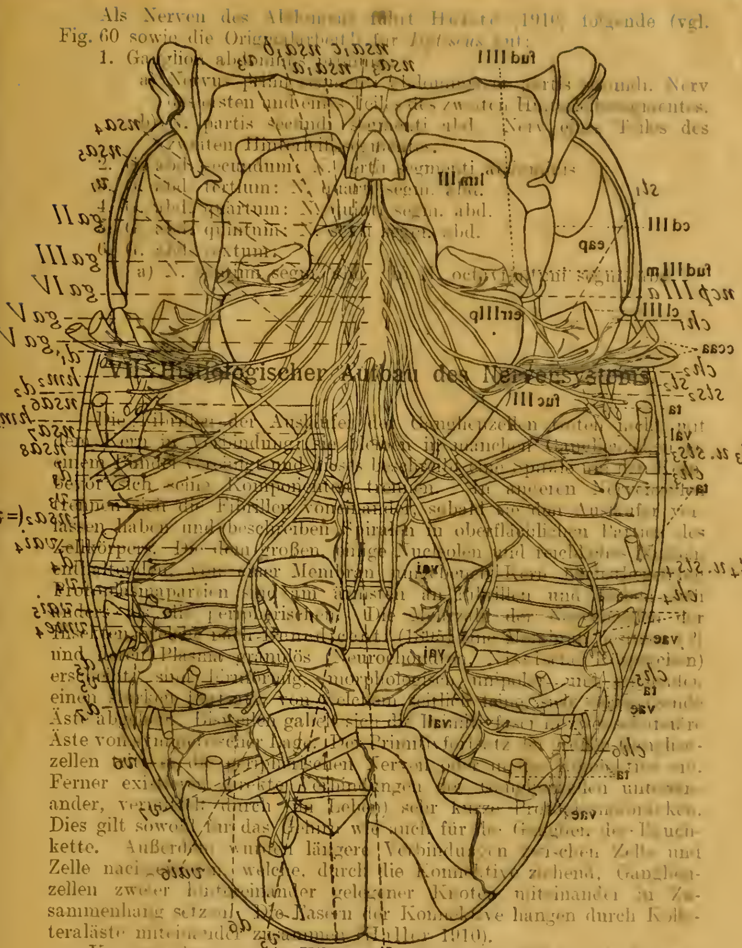


Fig. 60.

Als Nerven des Abdomens führt Holste 1910 folgende (vgl. Fig. 60 sowie die Originalarbeit) für Dytiscus an:

1. Ganglion abdominale [illegible]
 a) Nervus [illegible] Nerv des ersten und [illegible] des zweiten [illegible] Segments.
 b) N. partis secundi segmenti abd. [illegible] Nerv [illegible] des zweiten Hinterringes [illegible]
2. [illegible] secundum: N. [illegible] segmenti [illegible]
3. [illegible] tertium: N. [illegible] segm. abd.
4. [illegible] quartum: N. [illegible] segm. abd.
5. [illegible] quintum: N. [illegible] abd.
6. [illegible] sextum:
 a) N. [illegible] segm. [illegible] octavi segmenti [illegible]



VII. Histologischer Aufbau des Nervensystems.

Die [illegible] der Ausläufer [illegible] Ganglienzellen [illegible] mit [illegible] Kern in Verbindung [illegible] in manchen [illegible] einen [illegible] bevor sich eine Komponente [illegible] teilen [illegible] Nerven [illegible] Fibrillen [illegible] lassen haben und beschreiben [illegible] in oberflächlichen [illegible] des Zellkörpers. [illegible] großen [illegible] Nucleolen [illegible] Membran [illegible] Protoplasma [illegible] Plasma granulös (Neuroplasma) [illegible] erscheint [illegible] einen [illegible] Äste ab [illegible] gabeln sich [illegible] Äste von [illegible] Lage. Der Primärfortsatz [illegible] zellen [illegible] Nerven [illegible] Ferner existieren direkte Verbindungen der [illegible] untereinander, vermittelt durch (Leydig) sehr kurze [illegible]. Dies gilt sowohl für das Gehirn wie auch für die Ganglien der Bauchkette. Außerdem [illegible] längere Verbindungen zwischen Zelle und Zelle nach, welche, durch die Kommissuren ziehend, Ganglienzellen zweier hintereinander gelegener Knoten miteinander in Zusammenhang setzen. Die Fasern der Konnektive hängen durch Kollateraläste miteinander zusammen (Haller 1910).

Kenyon konnte mit Hilfe seiner Bichromat-Silbermethode feststellen, daß bei der Biene die Ganglienzellen des pilzhutförmigen Körpers [illegible] Von jeder Zelle [illegible] ein Dendrit mit [illegible] dieser Gehirnpartie ein, gibt jedoch zuvor einen feinen Zweig [illegible] Nerven [illegible]

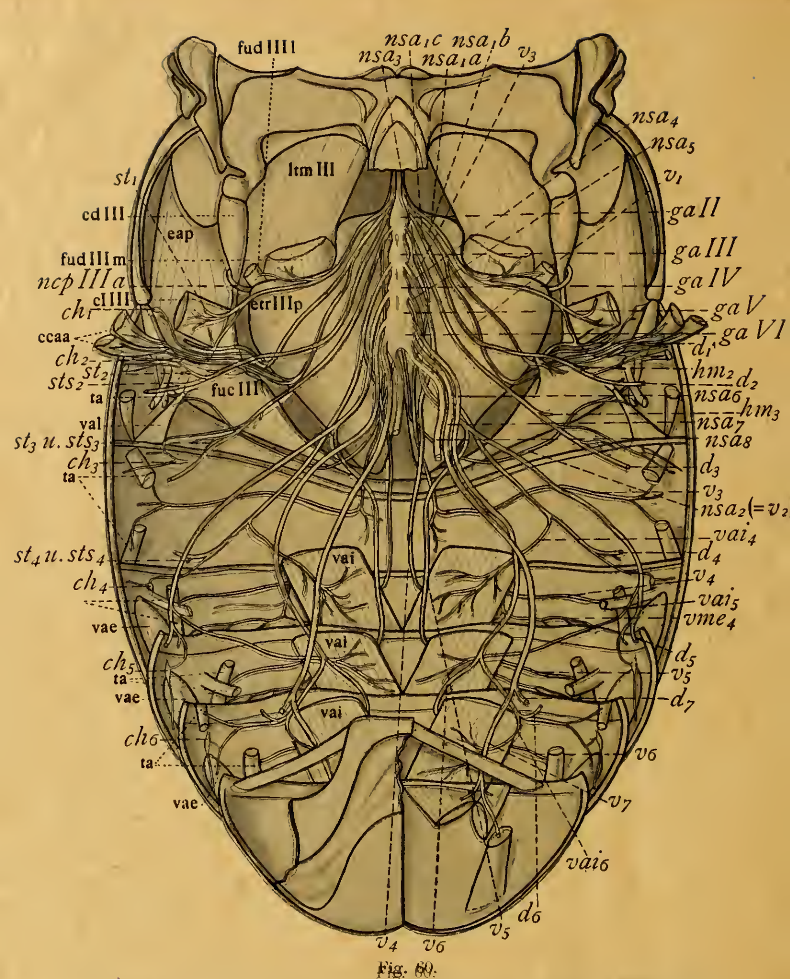


Fig. 60.

Metathorax und Abdomen von oben geöffnet (Frontalschnitt) zur Demonstration der abdominalen Ganglienkette und der Nerven von Dytiscus marginalis L. (Holste 1910.)

nsa₁, ₂, ₃ usw. Nerv des 1., 2., 3. usf. Abdominalsegmentes. (*a, b* deren Zweige). *v₁, v₂* usw. Ventralast des Nerven des ersten, zweiten usw. Abdominalsegmentes. *ga I—IV* erstes bis sechstes Abdominalganglion. *d₁, d₂* usw. Dorsalast des Nerven des ersten, zweiten usw. Abdomioalsegmentes. *hm₂, hm₃* Ast des Nerven des zweiten und dritten Abdominalsegmentes, der den Herzmuskel innerviert. *vai* Musculi veutrales abdominis interni. *vac* Musc. ventrales abdominis externi. *ta* Musc. transversales abdominis *ch₁₋₆* Chordotonalorgane des 1.—6. Abdominalsegmentes. *st₁, ₂* Nervenäste, die die Schließmuskeln der Abdominalspiracula innervieren. *sts₂* Nervenast, der das Sinnesfeld hinter dem zweiten Abdominalspiraculum innerviert. *val* Musc. ventralis abdominis lateralis. *ccaa* Musc. conjungens coxo-abdominis. *cl III* Musc. coxolatoralis metathoracis. *ncp IIIa* Nervus alocoxalis posterior metathoracis. *fud IIIm, fud IIIl* Musc. furcodorsalis metathoracis medius und lateralis. *cd III* Musc. coxo-dorsalis metathoracis.

Als Nerven des Abdomens führt Holste (1910) folgende (vgl. Fig. 60 sowie die Originalarbeit!) für *Dytiscus* auf:

1. Ganglion abdominis primum:
   a) Nervus primi segmenti abdominis et partis secundi. Nerv des ersten und eines Teiles des zweiten Hinterleibssegmentes.
   b) N. partis secundi segmenti abd., Nerv eines Teiles des zweiten Hinterleibssegmentes.
2. G. abd. secundum: N. tertii segmenti abdominis.
3. G. abd. tertium: N. quarti segm. abd.
4. G. abd. quartum: N. quinti segm. abd.
5. G. abd. quintum: N. sexti segm. abd.
6. G. abd. sextum:
   a) N. septimi segm. abd. b) N. octavi-ultimi segm. abd.

VII. Histiologischer Aufbau des Nervensystems.

Die Fibrillen der Ausläufer der Ganglienzellen treten nicht mit dem Kern in Verbindung; sie bleiben in manchen Ganglienzellen zu einem Bündel vereinigt und dieses beschreibt eine Spirale um den Kern, bevor sich seine Komponenten trennen. In anderen Nervenzellen trennen sich die Fibrillen voneinander, sobald sie den Ausläufer verlassen haben und beschreiben Spiralen in oberflächlichen Partien des Zellkörpers. Die dem großen, einige Nucleolen und reichliches Nuclein enthaltenden, von einer Membran umgebenen Kern nächstliegenden Protoplasmapartien sind am ärmsten an Fibrillen und färben sich anders als die peripherischen. Die Mehrzahl der Nervenzellen der Insekten, welche nach Benedicenti (1895) eine Membran besitzen (?) und deren Plasma granulös (Neurochondren, Nisslsche Körperchen) erscheint, sind birnförmig, morphologisch unipolar und entsenden einen starken Fortsatz, von welchem seitlich feine, sich verzweigende Äste abgehen. Bisweilen gabelt sich die Primitivfaser in zwei sekundäre Äste von symmetrischer Lage. Der Primitivfortsatz der großen Ganglienzellen tritt in die peripherischen Nerven oder in die Konnektive ein. Ferner existieren direkte Verbindungen der Ganglienzellen untereinander, vermittelt durch (im Leben) sehr kurze Protoplasmabrücken. Dies gilt sowohl für das Gehirn wie auch für die Ganglien der Bauchkette. Außerdem wurden längere Verbindungen zwischen Zelle und Zelle nachgewiesen, welche, durch die Konnektive ziehend, Ganglienzellen zweier hintereinander gelegener Knoten miteinander in Zusammenhang setzen. Die Fasern der Konnektive hängen durch Kollateraläste miteinander zusammen (Haller 1910).

Kenyon konnte mit Hilfe seiner Bichromat-Silbermethode feststellen, daß bei der Biene die Ganglienzellen des pilzhutförmigen Körpers sich der Form nach von allen anderen Ganglienzellen unterscheiden. Von jeder Zelle tritt ein Dendrit mit feinen Verästelungen in die Wand dieser Gehirnpartie ein, gibt jedoch zuvor einen feinen Zweig (den Neuriten ab), welcher an der Wand des Bechers zum Stiele zieht, diesem bis zum Ursprung der äußeren und inneren Wurzel folgend, um unter dichotomischer Teilung je einen Zweig in jede Wurzel abzugeben. Außer diesen nach Kenyon für das Bienengehirn charakteristischen

„intellectiv cells" wies dieser Autor noch folgende Bestandteile des Gehirns nach:

1. Sensible Elemente, deren Zellkörper peripherisch (am Sinnesorgan) gelegen ist und deren Neurit zum Gehirn zieht, wo er mit einem Endbäumchen (Glomerulus) endet.

2. Verbindende Elemente, deren Zellen außerhalb der Fasermasse gelegen, y-förmig und ziemlich groß sind und ihre Dendriten in die Fasermasse hineinsenden, um sich mit den sensiblen Fasern in Verbindung zu setzen, wogegen der Neurit den Sinnesreiz zentralwärts weiterleitet.

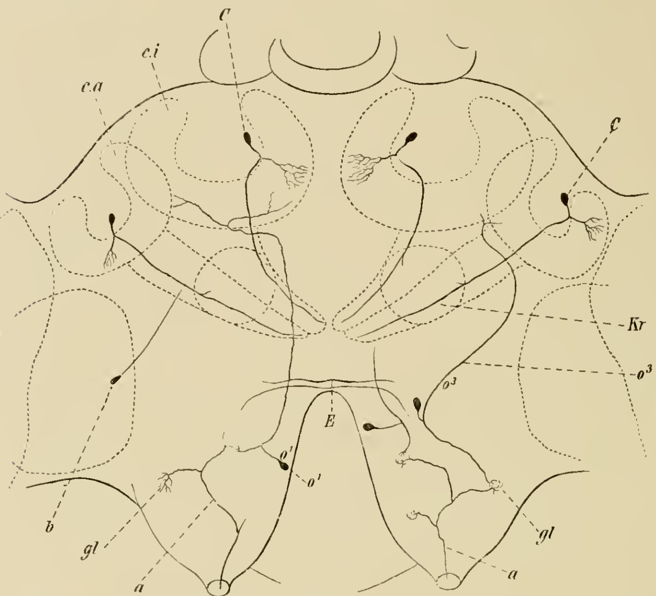


Fig. 61.
Frontalschnitt durch das Gehirn der Arbeitsbiene zur Demonstration der Beziehung der Neuronen nach Kenyon (aus Jonescu 1909).
a sensible Elemente der Antennen. o_1, o_3 Verbindungselemente. *gl* Endbäumchen. *b* Assoziationselemente. *ca* äußere Becher (Corpora pedunculata). *ci* innere Becher. *C* ein Element der pilzhutförmigen Körper. *E* Commissuralelemente. *Kr* die Stiele und ihre Kreuzung.

3. Motorische Elemente, große Zellen der Hirnrinde, welche Dendriten in die Fibrillärsubstanz entsenden, während der Neurit durch die Fasermasse in den motorischen Nerven übergeht.

4. Kommissuralstränge (zu welchen die Zellen nicht nachgewiesen werden konnten), welche die verschiedenen Kommissuren im Gehirn darstellen.

5. Elemente der Assoziation, welche die übrigen Elemente des Gehirns miteinander verbinden. Es sind Ganglienzellen mit sehr reichlichen Verzweigungen, welche sich zu den verschiedenen Gehirnteilen begeben (vgl. Fig. 61).

Bemerkenswert ist noch, daß Kenyon den Nachweis führen konnte, daß die pilzhutförmigen Körper mit allen Teilen des Gehirns in Verbindung stehen, wodurch die von Dujardin (1850) ausgesprochene Ansicht, es handle sich in ihnen um die Organe der Intelligenz, bis zu einem gewissen Grade Bestätigung findet.

Bei den Orthopteren unterscheiden sich nach Pierantoni (1901) die Elemente der Ganglien und Nervenstränge des sympathischen Nervensystems in keiner Weise von denen des Zentralnervensystems. In den sympathischen Ganglien gruppieren sich die Nervenzellen im Gegensatz zu den zentralen Ganglien stets im dorsalen Teil. Die Nervenfasern sind sämtlich marklos, besitzen ein deutliches Neurilemma mit abgeplatteten Kernen, in deren Bereich das Neurilemma häufig etwas verdickt erscheint. Die nervöse Substanz (Achsenzylinder) ist fibrillär. In den stärkeren Stämmen treten vereinzelte ellipsoide Ganglienzellen auf, namentlich an Gabelungsstellen (List, Targioni-Tozetti u. a.). Die Fibrillen der Konnektive von *Bombyx mori* L., welche durch das Neurilemma zusammengehalten werden, sind nicht alle von gleicher Stärke; vielmehr enthält jedes Konnektiv zwei sehr dicke Fibrillen, welche durch die Ganglien hindurch verfolgt werden können, ohne ihre Richtung und ihren Durchmesser merklich zu verändern. Außer diesen sind einige andere Fibrillen von nur wenig schwächerem Durchmesser in jedem Konnektiv nachweisbar und eine sehr große Anzahl äußerst feiner Fibrillen, welche oft etwas gewunden verlaufen. — Die Leydigsche Punktsubstanz, das Neuropil oder Mark, ist die Masse der Neurofibrillen in den Zentren, hat also fibrilläre Struktur. Sie enthält außer den Fibrillengeflechten eine „Grundsubstanz", welche aus dem teilweisen Zerfall von Neuroblastentochterzellen hervorgeht (Escherich 1902).



Fig. 63. Muskelfaser von *Chrysomela coerulea* Ol., Nervenendplatte. Stark vergr. (Foettinger 1880.)

Fig. 62. Muskelfaser von *Chrysomela coerulea* Ol. mit Nervenendigungen (*a*, *b*, *c*, *d*, *e*). Die Strecke zwischen *a* und *e* beträgt 0,56 mm. (Foettinger 1880.)

Die Endigung der Nerven an den Muskeln findet nach Föttinger (1880) an jeder Muskelfaser durch eine größere Anzahl nervöser Endplatten (Doyèresche Hügel) statt, welche bald höher, bald niedriger konische Gestalt haben (Fig. 62). Bei *Chrysomela coerulea* Ol. zählt man bis neun solcher Kegel auf einer Strecke von einem Millimeter Länge, bei *Passalus glaberrimus* Eschsch. 4—5 an einer $1^{1}/_{2}$ mm langen Faser, bei *Hydrophilus* bis sechs an einer Muskelfaser. In den Endplatten liegt eine größere Anzahl von sphärischen oder elliptischen Kernen

(Fig. 63). Die Doyèreschen Hügel liegen der Oberfläche der Muskelfaser auf und sind an ihrer freien Fläche von einer zarten strukturlosen durchsichtigen Membran bekleidet, welche sich einerseits in das Sarcolemma, andererseits in das Neurilemma fortsetzt. Meist liegen die Terminalplatten alle auf derselben Seite der Muskelfaser, bisweilen aber sind sie derart über deren ganze Oberfläche verstreut, daß sie an jeder Stelle getroffen werden können. In manchen Fällen findet man zwei Endplatten einander gegenüberliegend, in anderen Fällen berühren sie einander seitlich und scheinen dann nur eine Platte zu bilden. Die zu zwei nahe benachbarten Platten gehörenden Nerven vereinigen sich oft miteinander zu einem einzigen Strang. Die Muskelkontraktion beginnt immer im Bereich der Terminalscheiben (Arndt, Föttinger), und zwar unmittelbar unter ihnen. Die Terminalscheiben und die ihnen nächstliegende Muskelpartie wird reichlich von Tracheen umsponnen.

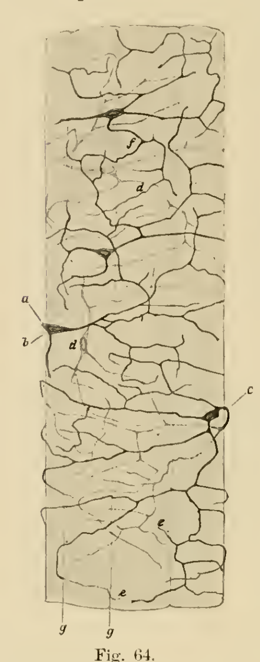


Fig. 64.
Flugmuskelbündel von *Calliphora vomitoria* L. Vergr. (Cajal 1890.)

a Plasma, *b* Kern einer multipolaren Ganglienzelle. *c* Nervenzelle, welche einen Ausläufer auf die abgewandte Seite des Muskelbündels entsendet. *d* auf der abgewandten Seite gelegene Nervenzellen. *e* Endzweige der Ausläufer. *f* Anastomose zwischen 2 Nervenzellen. *g* Protoplasmatische Scheidewände des Bündels, in welche mehrere Nervenverzweigungen eindringen.

Die Zellen der Nervenendplatte bestehen aus einer granulösen Substanz und enthalten große Kerne; sie sind bald deutlich voneinander gesondert, bald eng aneinander apponiert. Die Fibrillen, welche aus dem Nerv in die Endplatte eintreten, setzen sich bis zu den Zwischenscheiben der Muskeln fort (Engelmannn 1875, Föttinger 1880), an welche herantretend sie einen direkten Zusammenhang zwischen Muskel und Nerv vermitteln. Ein Nervennetz im Innern der Muskelfaser existiert nicht. Nach Arndt (1873) gibt es bei den Insekten noch eine zweite Art der Nervenendigung, welche ohne Vermittlung der Doyèreschen Hügel an der Oberfläche der Muskelfaser erfolgt. Er betrachtet sie mit Greef als sensible, welche wenigstens z. T. das Muskelgefühl vermitteln und über den Kontraktionszustand des einzelnen Bündels nach einem Zentrum hin berichten.

Auch an den Flugmuskeln finden sich nach Ciaccio (1888) Terminalhügel; doch konnte Cajal (1890) die Doyèreschen Hügel an diesen weder nach Anwendung der Gold-, noch der Osmiumsäure-Methode nachweisen, sondern fand bei *Hydrophilus*, *Musca domestica* L., *Vespa*, *Calliphora vomitoria* L. u. a. einen Nervenplexus, welcher sich über die ganze Länge des Muskelbündels ausbreitet. Die Knotenpunkte dieses Plexus werden von multipolaren Ganglienzellen gebildet (Fig. 64); die von ihnen ausgehenden Fasern teilen sich in lange zarte sekundäre Zweige, welche

die Muskeln eng umspinnen und frei endigen (Monti und Benedicenti fanden dieses Nervennetz ebenfalls). Nicht selten bemerkt man Anastomosen zwischen den Zweigen derselben oder benachbarter Nervenzellen. — Außer diesem Plexus sind Nervenfasern vorhanden, welche, zentralen Ursprungs, ihre Zweige mit denen der perifasciculären Zellen mischen.

An den Muskeln der Imago von *Bombyx mori* L. fand Benedicenti (1895) im Gegensatz zu der Larve, bei welcher die Doyèreschen Hügel entwickelt sind, eine Aufteilung der Nervenfaser in Elementarfibrillen, welche an einer besonderen Erweiterung endigen, neben welcher stark färbbare, den Muskelkernen ähnliche Kerne liegen. Diese Endigungen gleichen nach Benedicenti den von Rossi für die Muskeln des Zirporgans der Cicade beschriebenen.

Nervenendigung an den Spinndrüsen. Zwischen der Pleura der Spinndrüse und der Drüsenzellenlage befindet sich ein (namentlich bei jungen Tieren deutliches) Nervengeflecht, von welchem feinste, dichotomisch geteilte Fäden zwischen die Seidendrüsen eindringen, ohne bis zu ihrer Endigung verfolgt werden zu können. Bei manchen Trichopteren (*Hydroptila, Philopotamus, Plectrocnemis, Dasystoma* u. a.) treten die Nervengeflechte inselartig zerstreut auf; mit Nervengeflechten ausgestattete Stellen sind von Zellen umgeben, welche der Nervengeflechte zu entbehren scheinen (Joseph 1880).

Nervenendigung an den Speicheldrüsen: Die Speicheldrüsen der Küchenschabe (*Stylopyga orientalis* L.) werden von drei verschiedenen Centren aus mit Nerven versorgt: 1. vom hinteren Eingeweideganglienpaar (das unter dem Ösophagus gelegene spitze Ende des ganzen Drüsenapparates), 2. von zahlreichen, dem Nervus recurrens entspringenden Nerven, welche ein reiches Netzwerk über den Drüsenläppchen bilden derart, daß jeder Acinus wenigstens einen Nerv erhält; 3. von einem Nervenstamm, welcher seitlich nach außen und oben von dem Konnektiv zum Prothorakalganglion aus dem unteren Schlundganglion austritt und, bald darauf an die Ausführungsgänge und Reservoirs der Speicheldrüsen herantretend, diese bis zu dem erweiterten Anfang des Reservoirs begleitet. Kurz vorher teilt sich dieser Nerv in mehrere Zweige, deren einer die rechts vom Reservoir gelegene Drüsengruppe, ein zweiter den links davon gelegenen Drüsenkomplex, ein dritter den Suspensorialmuskel der Drüse innerviert. — Bei dem Eintritt des Nerven in die Drüse geht das Neurilemm kontinuierlich in die „Tunica propria" des Acinus über, während sich die Neurofibrillen direkt in die streifige Zone der Zellen fortsetzen, jedoch so, daß sie da aufhören, wo das Drüsenplasma beginnt. Eigentliche Endorgane der Nerven fehlen also (Hofer 1887, Kupffer 1875).

Nervenendigung in der Haut: Holmgren (1896) findet in Übereinstimmung mit Rina Monti, daß die größeren Hautnerven arborescent, die mehr peripheren dagegen dichotomisch verzweigt seien. Die Zweige enden in bipolaren Sinnesnervenzellen, welche als in die Tiefe gerückte, umgewandelte Epidermzellen anzusehen sind, deren terminaler, stets unverzweigter Fortsatz entweder lang ausgezogen in einem Haar endet, oder kurz bleibend zwischen den Epidermzellen bis zur inneren Grenze der Cuticula emporsteigt. In der Regel gehört nur eine Sinnesnervenzelle zu einem Haar, doch findet man auch mehrere, wenigstens zwei; die Sinnesnervenzellen stehen dann aber immer mit gesonderten Nervenzweigen in Verbindung. Eine

gangliöse Gruppierung fehlt (im Gegensatz zu den Crustaceen), wenigstens bei den Raupen, ganz.

Nach Holmgren und Hilton (1902) sind bei den Raupen alle Haargebilde des gesamten Körpers mit Sinnesnervenzellen ausgestattet und vermitteln daher eine Sinnesperzeption.

Die von Rina Monti in der Insektenhaut nachgewiesenen multipolaren Nervenzellen fand auch Holmgren und konstatierte, daß sich ihre Ausläufer sehr lang ausziehen können, sich stets verzweigen und sich mit den Ausläufern anderer ähnlicher Zellen oder mit terminalen Nervenzweigen plexiform vereinigen (vgl. auch Hilton 1902). Die multipolaren Zellen betrachtet Holmgren als vielleicht sympathischer Natur (vgl. hierzu das Kapitel über Hautsinnesorgane).

Neuropleura: Die Neuropleura (Neurilemma) umhüllt das ganze Nervensystem in seinen zentralen und peripherischen Teilen. Bei der Raupe von *Acherontia* stellt sie sich als ein dicht verzweigtes Netz von Bindesubstanz mit runden ovalen und sternförmigen Zellen dar, welches durch verzweigte, mittels ihrer Ausläufer mit einander verbundene Zellen gebildet wird. — An dem Bauchmark der Larve von *Oryctes nasicornis* L. unterscheidet Michels (1880) zwei pleurale Schichten als äußeres Neurilemma (Perineurium) und als innere granulär-zellige Nervenscheide (Fig. 65). Das äußere Neurilemm ist eine schwach gestreifte Zellenschicht mit länglichen Kernen. Das innere Neurilemm besteht aus Kernen und ist an der dorsalen Seite nur äußerst schwach, lateral etwas stärker und an der ventralen Fläche am kräftigsten entwickelt, wo es sich median firstartig in die tiefer gelegenen Ganglienzellen einkeilt. Auch die in das Ganglion eintretenden Tracheen werden von Zellen dieser pleuralen Schicht begleitet. — Feyer (1910[1]) fand bei *Agelastica alni* L. eine kernlose homogene Neurallamelle als Produkt des Perineuriums, welches hier den nervösen Elementen direkt anliegt. Die zwischen den Ganglienzellen gelegenen bindegewebigen Elemente entsprechen vielleicht dem inneren, granulär zelligen Neurilemm von *Oryctes nasicornis* L.

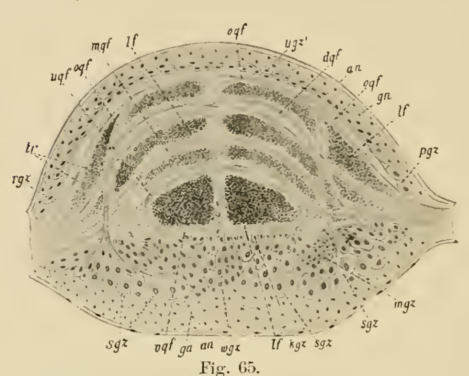


Fig. 65.
Querschnitt durch die Mitte des 3. Bauchmarkganglions der Larve von *Oryctes nasicornis* L. (Vergr. ca. 80 : 1 lin.) (Michels 1880.)

an äußeres Neurilemm. *gn* granulärzelliges Neurilemm. *sgz*, *pgz* große Ganglienzellen. *wgz*, *ugz*, *rgz* mittelgroße Ganglienzellen. *kgz*, *mgz* kleine Ganglienzellen. *lf* Längsfasern. *vqf*, *uqf*, *mqf*, *dqf*, *oqf* Querfaserzüge. *tr* Tracheen.

[1]) Manuskript.

XIII. Bau des Nervensystems bei verschiedenen Ordnungen.

Hymenoptera: Bei den Hymenopteren finden wir außer den beiden Kopfganglien 2 bis 3 thorakale Ganglienmassen und 2 bis 7 abdominale Knoten, welche sämtlich durch doppelte Konnektive verbunden sind. Das Cerebralganglion ist stark entwickelt. In der Regel treten 3 thorakale Ganglien bei Larven und Imagines auf. Wo nur 2 thorakale Knoten vorhanden sind, ist der zweite aus dem meso- und metathorakalen Ganglienpaar hervorgegangen und in seine Bildung sind noch abdominale Ganglien mit einbezogen. Bei den Apiden und Vespiden besteht diese Ganglienmasse aus 4 primären Doppelknoten (2 thorakale, 2 abdominale). Der einfachste Typus der abdominalen Nervenkette wird durch die Tenthrediniden repräsentiert, welche 7 Bauchganglien besitzen. Wo Verschmelzungen der abdominalen Ganglien eintreten, ist nicht immer der letzte Knoten ein Verschmelzungsprodukt, sondern er ist in vielen Fällen einfach, während der vorletzte zusammengesetzt erscheint. Das trifft z. B. für die Arbeiter von *Apis mellifica* L., für das Weibchen von *Mutilla europaea* L. u. a. zu, bei welchen der vorletzte Knoten das Verschmelzungsprodukt zweier primärer Doppelknoten darstellt. — Wie die Tenthrediniden 7, so besitzen die Ichneumoniden 6 einfache Ganglienpaare. Wenn nur 4 abdominale Knoten vorhanden sind, so ist der letzte aus 3 primären Doppelknoten zusammengesetzt (*Panurgus, Sphecodes, Megachile* ♂, *Formica*) oder der letzte ist einfach und der vorletzte besteht aus 3 Doppelknoten (*Mutilla rufipes* Fabr. ♀). Von den 3 Bauchknoten von *Crabro, Eucera* u. a. sind der erste und zweite einfach, der letzte setzt sich aus 4 primären Doppelknoten zusammen. — Interessant ist das verschiedene Verhalten der Geschlechter bei manchen Hymenopterenarten (*Apis mellifica* L., Arbeiter: 5 abdominale Knoten, ♂ und ♀ nur 4. — *Bombus*, Arbeiter und ♀ 6, ♂ nur 5. — *Megachile*, ♂: 4, ♀: 5. — *Vespa*, Arbeiter: 5, ♂ und ♀: 6).

Das sympathische Nervensystem ist bei allen Hymenopteren entwickelt und besteht aus dem Ganglion frontale, zwei Paaren hinterer Pharyngealganglien, deren erstes die Aorta, deren zweites die Kopftracheen innervieren soll (?). Nach Brandt (1879) besteht der Bauchabschnitt des sympathischen Nervensystems bei allen Hymenopteren aus medianen gestielten Knötchen, welche zwischen den Konnektiven der Bauchganglien am vorderen Rande eines jeden Bauchknotens liegen, und aus seitlichen sympathischen Ganglien, die den Bauchnerven dicht bei ihrem Ursprunge aus dem Bauchknoten anliegen, wie es auch Leydig schon (1864) beschrieben hat. Außerdem hat Brandt bei den Hymenopteren auch einen besonderen Brustabschnitt des sympathischen Nervensystems beobachtet; er fand bei den Apiden und Vespiden ein medianes gestieltes Nervenknötchen dicht in der Mitte des zweiten Brustknotens; bei *Bombus* gehen von diesem Knötchen zwei Paare von Nerven ab, die zu je einem sympathischen Knötchen führen. Das eine dieser mit sympathischen Nervenknötchen versehenen Nervenpaare verzweigt sich in der Mittelbrust, und das andere entsendet Nerven zum Bauchstiel und zur Basis des Abdomens. Auch ein Ganglion ventriculare und den Nervus recurrens fand Brandt bei allen von ihm untersuchten Hymenopteren (Fig. 66, 67, 68).

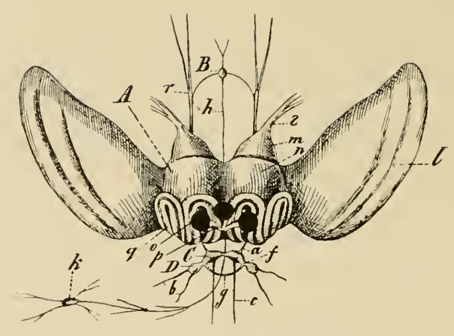


Fig. 66.

Das obere Schlundganglion mit den pharyngealen Ganglien von *Bombus terrestris* L. ♀, von oben gesehen. Vergr. (Brandt 1879.)

A Gehirn. *B* Ganglion frontale mit Nervus recurrens (*h*). *k* Ganglion ventriculare. *C* Ganglia pharyngealia anteriora. *c* Nerven zur Aorta und zum Herzen. *a* Connective der Ganglien *C* zum Schlundring. *D* Ganglia pharyngealia posteriora, *b* deren Nerven (zu Tracheen), *f* ihre Connective und *g* ihre Commissuren. *l* Lobi optici. *m* Lobi olfactorii. *n* Hemisphären. *o* Ocellen. *p* Ocellarnerven. *s* Antennennerv.

Bei den Hymenopterenlarven sind außer den beiden typischen Kopf- und 3 thorakalen Ganglienpaaren acht einfache abdominale Doppelknoten entwickelt. Die eben aus dem Ei geschlüpften Larven lassen jedoch Spuren von 3 Knotenpaaren am unteren Schlundganglion und am letzten abdominalen Ganglion erkennen, so daß wir auch bei den Larven schon, wenngleich ihr Nervensystem primitiver gestaltet ist als das der Imagines,

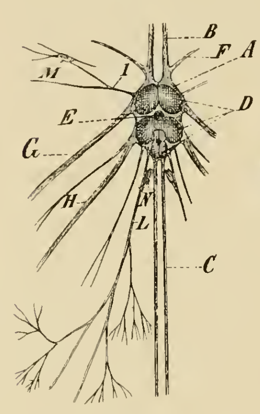


Fig. 67.

Zweiter Ganglienknoten des Thorax von *Bombus terrestris* L. ♀ von der Dorsalseite gesehen. (Brandt 1879.)

a zweites Thoraxganglion. *B* Connective. *C* Connective zur abdominalen Bauchkette. *D* innere oder fibrilläre Substanz. *F* Nerv des Vorderflügels. *E* medianes sympathisches Ganglion. *G* Nerven zum zweiten Beinpaar. *H* Nerven zum dritten Beinpaar. *I* Nerven für den Mesothorax. *M* vorderes seitliches sympathisches Ganglion. *L* Nerven für das erste Abdominalsegment. *N* hintere seitliche sympathische Ganglien.

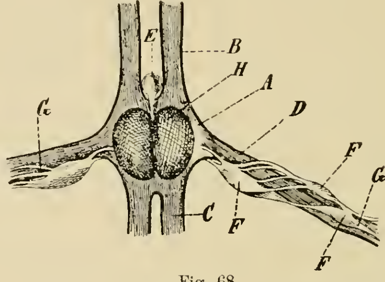


Fig. 68.

Drittes Abdominalganglion von *Bombus terrestris* L. ♀ mit den ihm anliegenden sympathischen Ganglien. (Brandt 1879.)

A Bauchganglion. *B* vordere Connective. *C* hintere Connective. *D* Nerv des dritten Abdominalganglions. *E* medianes sympathisches Ganglion. *F* seitliche sympathische Ganglien. *G* sympathische Fasern. *H* fibrilläre Substanz.

eine sekundäre konzentriertere Form vor uns haben, als sie in dem primären Typus gegeben ist. Die Larven der Pteromalinen bilden mit ihrer stark konzentrierten Bauchkette eine Ausnahme; ihr ganzes Nervensystem besteht wie bei den Muscidenlarven aus dem Cerebralganglion und einer großen thorakalen Nervenmasse (Ganin, 1869).

Coleoptera. Brandt (1879) hat das Nervensystem von 235 Käferlarven untersucht und dessen Metamorphose an 12 verschiedenen Arten studiert; seinen Mitteilungen entnehmen wir folgende Daten.

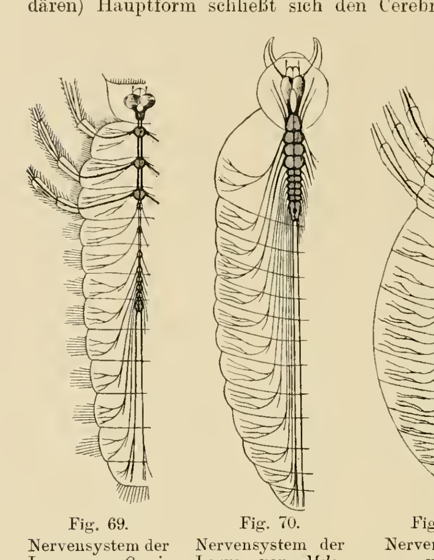
Im Kopf sind in der Regel beide Ganglien vorhanden, selten nur eins (Cerebralganglion); im Thorax findet man 3—1, im Abdomen 8—0. Die Konnektive sind durchweg paarig. Wo im Kopf nur das Cerebralganglion liegt, ist das untere Schlundganglion in den Thorax gerückt (*Phyllopertha*) oder (*Rhizotrogus solstitialis* L.) es fehlt scheinbar ganz, ist jedoch in Wirklichkeit mit der thorakalen Ganglienmasse verschmolzen. Wo nur eine im Thorax gelegene, aus 4—5 Doppelknoten verschmolzene Ganglienmasse die ganze Bauchkette repräsentiert (*Rhizotrogus, Serica brunnea* L., *Bostrichus stenographus* Duft.), entspringen aus ihr die Nerven für den Thorax und seine Anhänge sowie für das Abdomen, für letzteres aus dem hinteren Ganglion, welches das in den Thorax gerückte abdominale Nervenzentrum repräsentiert. Wenn zwei thorakale Ganglien vorhanden sind, ist das erste stets kleiner und innerviert nur den Prothorax mit seinen Anhängen; das zweite enthält dagegen 3 bis 4 verschmolzene Doppelknoten (2 thorakale, 1 bis 2 abdominale). Wo 3 thorakale Ganglien gefunden werden, sind die beiden ersten einfache Paare, während das dritte 2 oder 3 primären Doppelknoten entspricht. Nur wenn keine Ganglien im Abdomen liegen (*Geotrupes, Ateuchus, Aphodius*) ist der letzte thorakale Knoten mit einem verschieden langen, gangliösen Fortsatz ausgestattet, welcher das Zentrum für fast das gesamte abdominale Innervationsgebiet repräsentiert; doch erhält dieses auch Nerven aus dem dritten Thorakalganglion, welches sich somit selbst schon als Verschmelzungsprodukt aus dem dritten thorakalen mit x abdominalen Ganglien erweist. — In seltenen Fällen ist nur eine einzige gesonderte abdominale Ganglienmasse vorhanden (*Gyrinus*), und ebenso selten finden sich 8 Ganglienknoten im Hinterleib (*Dictyopterus sanguineus* L.). Gestalt und Zusammensetzung der abdominalen Ganglienkette sind übrigens sehr verschieden; sie enthält bei *Coccinella 5 punctata* Fabr. ♀ 6 verschmolzene Ganglienknotenpaare, bei *Gyrinus* nur ein Paar. Wenn 2 bis 7 Bauchknoten gezählt werden, so ist nur der letzte aus mehr als einem Ganglienpaar zusammengesetzt und stellt das Verschmelzungsprodukt von um so mehr abdominalen Doppelknoten dar, je weniger Knoten das Abdomen sekundär enthält. Die vor dem terminalen gelegenen Ganglienpaare sind stets einfach, entsprechen also je einem primären Doppelknoten. Daraus ergibt sich, daß die Verschmelzung der Ganglienpaare hier stets von hinten nach vorn vorschreitet. Nur wenn acht einzelne Paare im Abdomen entwickelt sind, ist auch der letzte Knoten einfach.

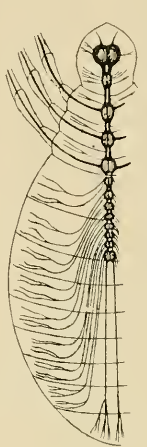
Die Anzahl der Nervenknoten des Abdomens ist nicht nur nach der Art verschieden, sondern kann auch vom Geschlecht abhängen; so hat das ♂ von *Dictyopterus sanguineus* L. 8, das ♀ nur 7 Knoten. — 7 Ganglien finden sich bei *Elater, Telephorus*; 6 bei *Platycerus, Byrrhus, Tenebrio, Cicindela*; 5 bei *Mordella, Cephalothes, Creophilus, Silpha, Necrophorus*; 4 bei *Ancylochira, Donacia, Leptura, Lytta, Meloë, Callidium*; 3 bei *Agrilus, Cassida*; 2 bei den Curculioniden, *Adimonia, Chrysomela, Coccinella 7-punctata* L. ♂ und ♀.

Während die abdominalen Ganglienpaare in der Regel nur einen, manchmal auch zwei Nerven an jedes Segment abgeben, entsendet der letzte Knoten, abhängig von seiner Zusammensetzung aus 2 — x pri-

mären Paaren, eine größere oder geringere Anzahl von Nerven an die letzten Segmente und stets auch an den Enddarm und die Genitalorgane.

Am Nervensystem der Larven unterscheidet Brandt (1879) zwei Hauptformen: bei der primitiveren sind 2 c(ephale), 3 th(orakale), 6 bis 8 a(bdominale) Ganglienpaare zu unterscheiden, die entweder fast die ganze Länge der Bauchwand einnehmen (z. B. *Saperda*) oder nur bis etwa zur Mitte des Abdomens reichen (z. B. *Coccinella*); vgl. Fig. 69. Alle Ganglienpaare sind einfach (mit Ausschluß des letzten) und durch paarige Konnektive verbunden. — Bei der zweiten (sekundären) Hauptform schließt sich den Cerebralkonnektiven unmittelbar





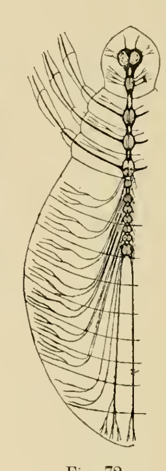


Fig. 69. Nervensystem der Larve von *Coccinella 7-punctata* L. (Brandt 1879.)

Fig. 70. Nervensystem der Larve von *Melolontha vulgaris* Fabr. (Brandt 1879.)

Fig. 71. Nervensystem von *Pulex irritans* L. ♂. (Brandt 1879.)

Fig. 72. Nervensystem von *Pulex irritans* L. ♀. (Brandt 1879.)

eine rosenkranzförmige thorakale Ganglienmasse an, welche das Verschmelzungsprodukt der thorakalen mit den abdominalen Ganglien einerseits und dem unteren Schlundganglion andererseits ist (*Cetonia aurata* L., *Melolontha vulgaris* Fabr. u. a., vgl. Fig. 70). Das Ganglion frontale und 1 bis 2 Paare hinterer Pharyngealganglien sind bei den Larven wie bei den Imagines entwickelt (Brandt).

Siphonaptera. Die Weibchen der Flöhe (*Pulex irritans* L., *canis* Curt., *felis* Bouché) besitzen 2 c., 3 th., 7 a. Ganglienknoten, während die Männchen 8 abdominale besitzen. Die ganze Nervenkette liegt nur im Thorax und in den beiden ersten Abdominalsegmenten. Die Konnektive sind durchweg doppelt (Fig. 71 und 72). — (Brandt 1879.)

Diptera. Die Zweiflügler weisen folgende Formen des Nervensystems auf: 2 c., 1 th., 0 a.: Muscidae calyptratae, Oestridae, Pupipara.

— 2 c., 1 th., 1—6 a.: Syrphidae, Stratiomyidae, Tabanidae. — 2 c., 2 th., 0 a.: Dolichopodidae, Phoridae. — 2 c., 2 th., mehrere a.: Thereвidae, Xylophagidae, Bibionidae. — 2 c., 3 th., 5—8 a.: Culicidae, Tipulidae, Culiciformes, Fungicolae (Brandt).

Bei den Larven der Oestriden hat nicht nur eine Konzentration des Bauchstranges zu einer einzigen Bauchmarkmasse stattgefunden, sondern es wird durch das Fehlen eines eigentlichen Schlundringes, durch das Auftreten eigentümlicher Ganglien, die bald aus der Markmasse unmittelbar hervorgehen, bald in das peripherische Nervensystem eingeschaltet sind, der primäre Typus des Insektennervensystems derart entstellt, daß die Homologisierung auf Schwierigkeiten stößt. Bei den *Hypoderma*-Larven zeichnen sich die Ganglien durch besondere Plumpheit und Mächtigkeit vor denen anderer Larven aus. Das Nervensystem erreicht hier einen sehr hohen Grad der Komplikation. Die Nebenganglien und die das Zentralnervensystem umlagernden Trachealganglien erschweren das Verständnis der Bauverhältnisse sehr. Wir verweisen hier auf die Arbeiten von Schröder, van der Kolk (1845) und Scheiber (1860).

Die Larven der Leptiden haben außer den beiden Schlundganglien 3 thorakale und 8 abdominale Ganglienknoten. Alle Ganglien sind wie bei den Imagines durch zwei gesonderte Konnektive verbunden, eine Eigentümlichkeit dieser Dipterenfamilie gegenüber den Repräsentanten anderer Familien, bei welchen die Konnektive immer einfach sind. Hinsichtlich der Anzahl der Nervenknoten stimmen die Larven der Bibioniden, Thereviden und Xylophagiden mit den Leptiden überein; doch liegen das erste und zweite th. G. einander viel näher, als das zweite dem dritten. Die Imagines der genannten drei Familien besitzen nur 2 th. G., und der erste Brustknoten ist nicht einfach, wie sonst in der Regel bei den Insekten, sondern das Verschmelzungsprodukt der schon bei den Larven einander genäherten beiden vorderen Ganglien. Auch die Larven der Asiliden besitzen 3 th. und 8 a. Ganglienpaare wie die der Dolichopodiden, deren Imagines mit Einschluß der beiden cephalen Ganglien nur vier Nervenknoten haben. Das vordere th. G. entspricht dem Verschmelzungsprodukt der beiden ersten Brustganglien der Larve, das zweite dem der drei Thoraxganglien mit sämtlichen abdominalen Ganglien der Larve. — Bei der Gattung *Rhyphus* sind nur 7 a. G. entwickelt, da das 7. mit dem 8. verschmolzen ist. — Bei den Limnobiiden-Larven (*Tipula*, *Epiphragma*, *Pedicia*) sind 2 c., 3 th., 8 a. G. vorhanden. Die thorakalen Knoten sind fast bis zur Berührung einander genähert, und auch das untere Schlundganglion und Prothorakalganglion liegen nahe beieinander. — Die Tabanidenlarven haben nur 7 Knoten: 1 c., (das untere Schlundganglion fehlt), 1 th., 5 a.; die beiden letzten Abdominalganglien sind einander sehr genähert, das letzte ist durch Verschmelzung zweier Knoten entstanden (Brandt 1882).

Lepidoptera. Bei den Lepidopteren sind die beiden cephalen, 2—3 thorakale und 4 abdominale Nervenknoten entwickelt. Nur *Hepialus* (*humuli* L.) besitzt 5 abdominale Ganglien (Brandt 1879), *Cidaria bilineata* L. nur 3 (Burger 1876). Die verbindenden Konnektive sind in der Regel einfach, d. h. sie bestehen zwar aus zwei Strängen, die jedoch, von einer gemeinsamen Hülle umgeben, so eng beieinander liegen, daß sie als einfacher Strang erscheinen; nur im Thorax bleiben sie doppelt. Das obere und untere Schlundganglion sind sehr nahe aneinander gerückt, und letzteres wird vom Cerebralganglion vollständig bedeckt.

Bei den meisten Lepidopteren sind nur zwei Brustknoten vorhanden, bei den übrigen die primitiven drei Doppelknoten (*Zygaena, Sesia, Cossus, Hepialus, Fidonia atomaria* L., *Tinea pellionella* L.). Der Übergang wird durch solche Formen vermittelt, bei welchen der zweite Brustknoten doppelt erscheint, d. h. eine vordere und eine hintere durch eine Einschnürung gesonderte Hälfte erkennen läßt (*Orgyia antiqua* L., *Notodonta camelina* L., *Cleophana linariae* F., *Idaea dealbaria* L., *Cabera orbicularia* Hb.). — Das erste thorakale Ganglion ist stets einfach. Wo nur zwei Brustknoten vorhanden sind, ist der zweite viel größer und kompliziert gestaltet, weil er das Verschmelzungsprodukt von vier primären Doppelknoten darstellt (des meso- und metathorakalen und 1. und 2. abdominalen). Wo drei thorakale Knoten vorhanden sind, sind der erste und zweite einfach, während der dritte mit dem ersten und zweiten abdominalen Knoten verschmolzen ist; nur bei *Hepialus* (*humuli* L.) enthält der dritte thorakale Knoten zwei primäre Ganglienpaare (metathorakales und erstes abdominales G.), daher hier noch 5 a. Ganglien gesondert bleiben. Bei den Arten, welche drei Brustknoten besitzen, sind die beiden letzten entweder sehr nahe aneinander gerückt (*Phalera bucephala* L., *Cossus cossus* L.), oder weit voneinander entfernt (*Sesia, Hepialus*). Von den abdominalen Knoten ist nur der letzte aus der Verschmelzung zweier primärer Doppelknoten hervorgegangen; er entsendet Nerven an die beiden letzten Segmente, die Geschlechtsorgane und das Rectum. Das terminale Ganglion der Männchen ist immer etwas kleiner und abgerundeter als das der Weibchen.

Bei den Raupen sind 2 c., 3 th., 7 a. Ganglienpaare vorhanden. Das letzte besteht aus zwei primären Doppelknoten, alle übrigen sind einfach. Eine Ausnahme macht *Cossus ligniperda* F., deren Raupe nur zwei thorakale, dafür aber acht abdominale Knoten besitzt, welche sämtlich primären Doppelknoten entsprechen. Das vordere thorakale Ganglion ist mit dem unteren Schlundganglion verschmolzen, während bei der Imago beide getrennt bleiben (Brandt 1879).

Rhynchota. Das Nervensystem der Rhynchoten untersuchte ebenfalls Brandt (1878) an 70 verschiedenen Arten. Es erscheint bei den Angehörigen dieser Ordnung auffallend stark konzentriert; gesonderte abdominale Ganglien fehlen ganz und auch die gesamte übrige ventrale Bauchkette kann stark reduziert sein, wobei das untere Schlundganglion als besonderer Knoten fehlen kann (*Hydrometra*). Das thorakale Nervensystem ist stets vorhanden und liegt im vorderen Brustabschnitt, zeigt indessen in seiner Zusammensetzung mannigfache Verschiedenheiten. In der Regel enthält es zwei Ganglien (z. B. *Acanthia, Nepa*) oder in seltenen Fällen nur eins (*Hydrometra*). Das Gehirn ist immer wohl entwickelt. Der untere Schlundknoten hat, wo er als gesonderte Nervenmasse auftritt, entweder nur ein Ganglienpaar (*Pentatoma*) oder deren zwei (*Acanthia*), indem das G. infraoesophageum mit dem G. prothoracale verschmilzt. In manchen Fällen ist die Verschmelzung dieser beiden Ganglien so innig, daß sie als solche nicht ohne weiteres zu erkennen ist (*Nepa cinerea* L.); bei anderen Arten ist die mediane Querfurche noch deutlich erhalten (*Acanthia, Notonecta*). Wo nur eine thorakale Ganglienmasse vorhanden ist, stellt sie entweder das Verschmelzungsprodukt aller thorakalen und abdominalen Ganglienknoten mit Einschluß des unteren Schlundganglions dar (*Hydrometra*), oder der untere Schlundknoten bleibt für sich bestehen, während alle übrigen Ganglien miteinander verschmelzen (*Pentatoma*). Bei anderen Spezies

ist die hintere Ganglienmasse aus der Verschmelzung des zweiten und dritten thorakalen mit allen abdominalen Knoten entstanden (*Acanthia, Nepa*). Bei *Hydrometra* besteht die ganze thorakale Ganglienmasse aus fünf verschmolzenen Doppelknoten, von denen der letzte kleine den verkümmerten abdominalen Abschnitt der Ganglienkette repräsentiert. Die hintere thorakale Nervenmasse von *Acanthia* ist aus drei Doppelknoten hervorgegangen (2. u. 3. th. und Rest der abd. G.), während die Ganglienmasse von *Pentatoma* das 1.—3. th. und den abdominalen Rest enthält. *Lygaeus* hat ein gesondertes prothorakales Ganglienpaar und eine aus dem zweiten und dritten thorakalen Ganglion und dem Rest der abdominalen Kette hervorgegangene Nervenmasse. — Bei *Orthezia* ist das untere Schlundganglion mit der übrigen Nervenkette zu einer oblongen, vorn und hinten verjüngten Masse verschmolzen, von deren Ende ein starker und langer Nerv ausgeht (Fig. 73).

Fig. 73.
Flächenschnitt durch das Unterschlundganglion und Bauchmark von *Orthezia cataphracta* Shaw. nahe der Oberfläche gelegen. Vergr. 200 : 1. (List 1887.)
Schlr Schlundconnective. *U. Schlg* Unterschlundganglion. G_1—G_3 die drei thorakalen Ganglien. G_4 Abdominalknoten. *H* äußere bindegewebige Hülle (Neuropleura). *Bg* Bindegewebe. *Gz* Ganglienzellen.

Die Pediculiden und Mallophagen haben drei ohne vermittelnde Konnektive dicht beieinander liegende Ganglienpaare, von denen das erste dem prothorakalen, das zweite dem mesothorakalen und das dritte dem metathorakalen + x abdominalen entspricht. Eine besondere abdominale Bauchkette fehlt wie bei den Rhynchoten. Das gesonderte untere Schlundganglion ist sehr klein.

Physopoden. Das Nervensystem der Physopoden ist durch die sehr starke Entwicklung des Gehirns und durch die Konzentration der Bauchkette ausgezeichnet. Das Gehirn liegt mit seinen hinteren Lappen im Prothorax, welcher auch das ganze untere Schlundganglion beherbergt; da dieses außer den Mundextremitäten auch das erste Beinpaar innerviert, stellt es das Verschmelzungsprodukt des unteren Schlundganglions mit dem Prothorakalganglion dar. Die Meso- und Metathorakalknoten sind gesondert; das Abdomen enthält nur eine Ganglienmasse, welche als das Verschmelzungsprodukt mehrerer primärer Doppelknoten im ersten bis dritten Abdominalsegment liegt (Jordan 1888, Uzel 1895).

Ephemeriden. Das Nervensystem der Ephemeridenlarven zeigt einen sehr primitiven Bau. Außer dem oberen und unteren Schlund-

ganglion sind die 3 thorakalen und 7 abdominale Doppelknoten vorhanden, welche sämtlich durch deutlich paarige Konnektive miteinander in Verbindung stehen (Fig. 74): *Tricorythus*, *Ephemera*, *Heptagenia*, *Oligoneuria*, *Ephemerella*, *Caenis*. Bei den Larven der Gattung *Cloëon* sind nur 6 abdominale Ganglienknoten vorhanden, welche auffallend schwächer entwickelt sind als bei den erstgenannten Arten, während die thorakalen Ganglien verhältnismäßig voluminöser erscheinen. *Oniscigaster Wakefieldi* McLachl besitzt ein etwas stärker konzentriertes Nervensystem; es sind zwar noch 6 abdominale Knoten vorhanden, diese sind indessen sehr reduziert und die beiden letzten berühren einander. Die abdominalen Konnektive sind nicht mehr doppelt, sondern zu einem Strang vereinigt. Bei der Larve und Imago von *Prosopistoma* ist das Nervensystem noch stärker konzentriert, die abdominale Bauchkette fehlt ganz als gesonderter Abschnitt (Fig. 75). Die verschmolzene Ganglienmasse des Thorax und Abdomens liegt im Pro- und Mesothorax (Vayssière 1882).

Fig. 74. Nervensystem von *Tricorythus*, Vergr. ca. 15 : 1. (Vayssière 1882.) *c* Cerebralganglien. *s. oe* Unterschlundganglien. *th* die drei thorakalen Doppelknoten. a_1—a_7 abdominale Doppelknoten.

Fig. 75. Nervensystem von *Prosopistoma punctifrons* Latr. Vergr. ca. 50 : 1. (Vayssière 1882.) *c* Cerebralganglion. *s. oe* Unterschlundganglion. *T. abd.* Thoraceabdominale Ganglienmasse.

Apterygogenea.

Bei den apterygoten Insekten sind oberes und unteres Schlundganglion sowie die Bauchkette wohl entwickelt. Das große Cerebralganglion ist sehr kompliziert gebaut, ähnlich wie bei den Pterygoten, und läßt deutlich das Pro-, Deutero- u. Tritocerebrum mit ihren Teilen erkennen. Aus dem Deuterencephalum entspringt ein starker Nervenstrang für die Pseudocellen. Das untere Schlundganglion der Protapteriden steht mit dem Prothorakalganglion durch zwei breite Konnektive in Verbindung und erscheint groß und breit; bei den Acerentomiden und Eosentomiden setzt es sich so weit nach hinten fort, daß es mit dem prothorakalen Ganglion verschmilzt. In manchen Fällen ragen auch zwei besondere Loben des Cerebralganglions nach hinten bis in den Mesothorax vor. — Die Bauchkette der Protapteriden reicht bis zum achten Abdominalsegment, das 7. und 8. abdominale Ganglion sind miteinander

verschmolzen; bei den Eosentomiden und Acerentomiden besteht sie nur aus 6 Doppelknoten, weil in dem letzten das Verschmelzungsprodukt der drei letzten primären Doppelknoten vorliegt.

Sämtliche thorakale und abdominale Ganglien sind bei den Protapteriden doppelt und miteinander durch paarige Kommissuren und Konnektive verbunden. Bei den Acerentomiden und Eosentomiden sind zwischen den Doppelknoten aller thorakalen und der ersten und letzten abdominalen Ganglien Querverbindungen vorhanden, dagegen sind die Hälften des 2.—5. Abdominalganglions und die Hälfte der vorderen Partie des 6. ganz unabhängig voneinander.

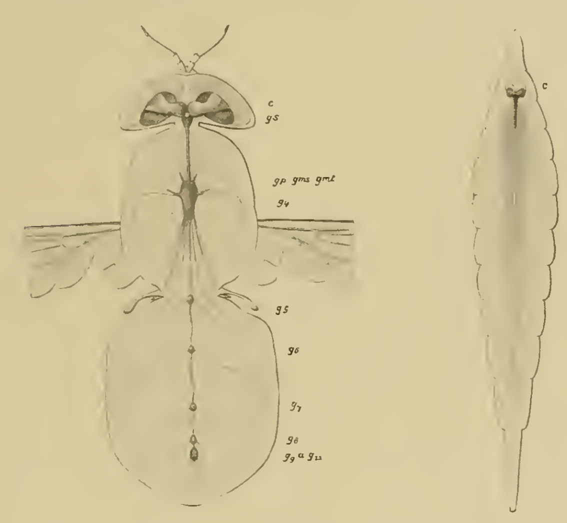


Fig. 76.
Larve und Imago (¼) von *Stratiomys longicornis* Scop., vergr. (Künckel d'Herculais 1875.)
c Gehirn. *gs* Unterschlundganglion. *gp*, *gms*, *gmt* Pro-, Meso-, Metathoracalganglion. g_4—g_{12} abdominale Ganglien.

Ein viscerales Nervensystem ist im Kopfe vorhanden, ebenso einfache Ganglienzellenansammlungen in jedem Thorakalfuß, welche den pterygoten Insekten fehlen (Berlese 1908, 1909).

Verschiedenheit des Baues des Nervensystems bei Larve und Imago.

Es wurde früher schon darauf hingewiesen, daß der Bau des Nervensystems der Larve und Imago bei den holometabolen Insekten weitgehend verschieden sein kann; da diese Unterschiede nicht nur vergleichend anatomisch, sondern auch phylogenetisch von großem Interesse sind, sollen sie hier noch kurz besonders besprochen werden.

Wo das Nervensystem der Larve dem primären Bautypus näher steht als das imaginale, entspricht es der phylogenetisch älteren Form; wo aber der umgekehrte Fall eintritt, wo sich das Nervensystem der Larve vom ursprünglichen Bau weiter entfernt hat als bei der Imago, beweist es aufs deutlichste, daß sich die Jugendform unabhängig von der Imaginalform auf abweichenden phylogenetischen Bahnen bewegen konnte (vgl. meine Abhandlungen über die Metamorphose 1909 und 1910).

Entweder stimmt das Nervensystem der Larve mit dem der Imago wesentlich überein, oder es kommt bei der letzteren zu einer mehr oder minder starken Konzentration, indem die primären Doppelknoten einander näher rücken und miteinander verschmelzen. Dies Verhalten ist der Mehrzahl der Insekten eigen. Im zweiten Falle aber erweist sich

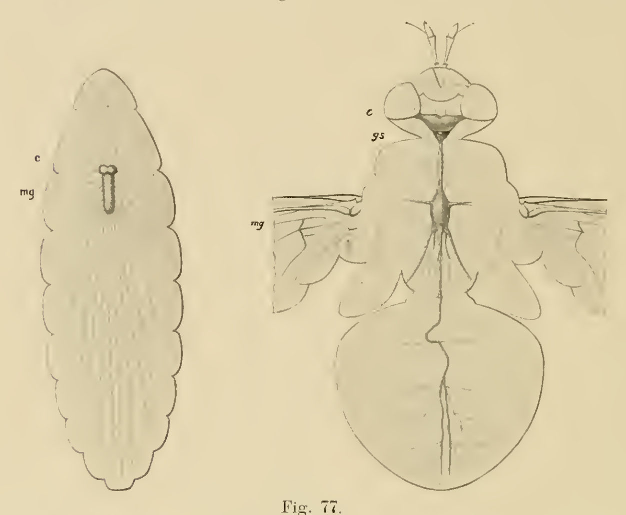


Fig. 77.
Larve von *Masicera vanessae* R. D. und Imago (♀) von *Echinomyia grossa* L. (beides Tachininae); vergr. (Künckel d'Herculais 1875.)
c Gehirn. *gs* Unterschlundganglion. *mg* Verschmelzungsprodukt der thorakalen und abdominalen Ganglien.

die Ganglienkette bei der Larve stärker konzentriert als bei der Imago, ein Verhalten, welches bei vielen Dipteren mit ihren sekundär sehr stark veränderten Larven beobachtet wird (Stratiomyiden, Tabaniden, Musciden pr. p.). Bei den Stratiomyiden sind alle Ganglien im Larvenstadium miteinander im ersten Körpersegment vereinigt, während bei der Imago mehrere gesonderte Ganglienknoten bestehen bleiben. Das imaginale Nervensystem hat also hier bei seiner Entwicklung aus dem larvalen den umgekehrten phylogenetischen Weg zurückzulegen (Fig. 76). Ganz ähnlichen Verhältnissen begegnen wir bei dem Maikäfer und bei *Myrmeleon*. Selbst da, wo das imaginale Nervensystem schon eine starke Konzentration aufweist, kann sich das larvale noch weiter von dem ursprünglichen Bautypus entfernt haben, z. B. *Masicera* (*Phryna*) *vanessae* R. D. und *Volucella zonaria* Poda. (Fig. 77, 78).

IX. Funktion des Nervensystems.

Die Sensibilität und die Fähigkeit, motorische Impulse zu geben, sind in jedem Ganglion des zentralen Nervensystems derart lokalisiert, daß der ventrale Ganglienbelag sensorisch, der dorsale motorisch ist.

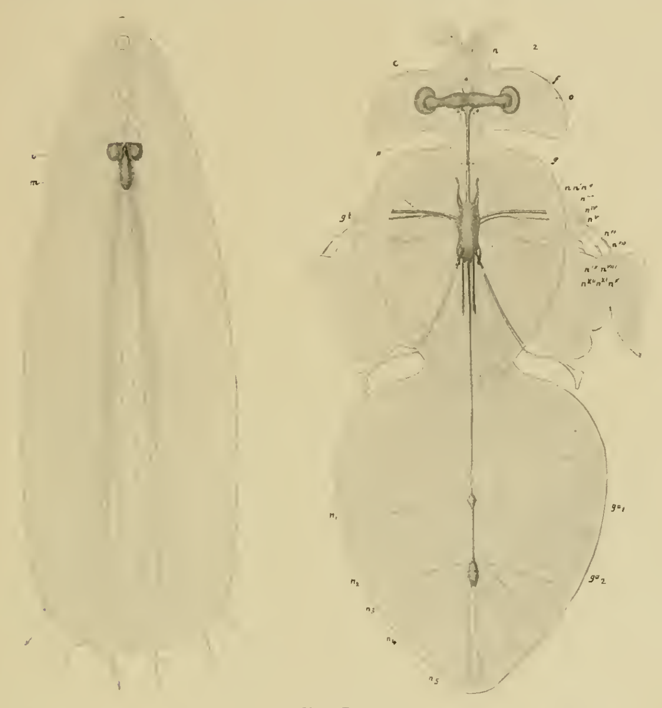


Fig. 78.
Nervensystem der Larve und Imago von *Volucella zonaria* Poda; vergrößert. (Künckel d'Herculais 1875.)

c Cerebralganglion. *m* konzentrierte Ganglienmasse. *n* Antennennerv. *o* Lobus opticus. *gt* die drei thorakalen und zwei abdominalen Ganglien. *n* Nerven. ga_1 abdominales Ganglion (6. der ganzen Bauchkette). ga_2 Verschmelzungsprodukt des 7.—12. Ganglions. *f* Ganglion frontale. *p* sympathische Ganglien.

Von den motorischen Zentralteilen nehmen die motorischen, von den sensiblen die sensorischen Leitungsbahnen ihren Ursprung. Beide müssen nicht in ihrer ganzen Länge gesondert verlaufen, sondern können streckenweise zu gemischten Nerven miteinander vereinigt sein (Nerven der Extremitäten). Die Zweige dieser gemischten Nerven versorgen dann teils die Haut (Sinnesorgane), teils die Muskeln, Drüsen usw. (vgl. die

Nervenendplatten usf.). Die motorischen und sensorischen Wurzeln bleiben getrennt.

Die Zentralisation des Insektennervensystems geht nicht so weit, daß in dem oberen Schlundganglion (Gehirn) der zentrale Sitz aller Lebensfunktionen zu suchen wäre. Vielmehr bewahren die einzelnen Ganglien in ihren Segmenten einen beträchtlichen Grad der Selbständigkeit, und dies gilt auch von den beiden Hälften jedes Doppelknotens. Dekapitierte Insekten bewegen auf Reiz noch lange Zeit ihre Extremitäten und Flügel unabhängig von den Kopfganglien. Das Zentrum für die Antennen liegt im vorderen Hirnteil (vgl. den anatomischen Teil!). Zerstörung des unteren Schlundganglions wirkt lähmend auf die Mundgliedmaßen, ohne die Antennenfunktion aufzuheben. Das Genitalzentrum befindet sich im letzten Abdominalganglion und behält seine Funktion auch nach der Trennung von dem vorletzten Abdominalganglion. Überhaupt werden Empfindung und Bewegung des Körpers nicht aufgehoben, wenn zwischen zwei Doppelknoten an irgendeiner Stelle der Bauchkette die Konnektive zerschnitten sind. Nur kann dann infolge der fehlenden Leitung ein Reiz, welcher vor der Trennungsstelle den Körper trifft, nicht auf den hinter der Trennungsstelle befindlichen Körperabschnitt wirken. Die Selbständigkeit der Zentren geht sogar so weit, daß bei Insekten mit unvollständiger Metamorphose die Durchschneidung des Bauchmarkes nicht unbedingt die Weiterentwicklung und Häutung unmöglich macht. Nach Yersin verlieren die Glieder der verletzten Seite nach Durchschneidung nur eines Konnektivs hinter der Verletzungsstelle oft ihre freie Beweglichkeit und Empfindung, und die Ortsbewegung erleidet Störungen und geht in Kreisbewegung über; nach einiger Zeit aber wird die normale Funktion fast im früheren Grade wiederhergestellt. Werden beide Konnektive durchtrennt, so bleibt die Lokomotion normal, aber die Propagationsfähigkeit verliert sich in beiden Geschlechtern (Unfähigkeit zur Kopulation und Eiablage). Die beiden starken Nerven, welche vom letzten Abdominalganglion ausgehen (Splanchnogenitalnerven), spalten sich in drei Äste, deren erster für den Darm, speziell den Mittel- und Dünndarm bestimmt ist; er tritt in der Pyloruspartie an den Darm, da, wo die Vasa malpighii entspringen; nach Abgabe zahlreicher Zweige wendet er sich zwischen den Dünndarmschlingen analwärts und versorgt mit seinen Zweigen die Darmmuskulatur. Faivre (1862) verfolgte diesen Nerv bis zum Ursprung des Coecums. Coecum und Rectum erhalten ihre Nerven von einem langen Stamm, der sich vom Splanchnogenitalnerv abzweigt. An den Vasa malpighii fanden weder Faivre noch Sirodot Nerven. Der Splanchnogenitalnerv spaltet sich vor seiner Endigung in zwei Äste, deren einer die inneren Genitalorgane (Gonoducte und Appendices) innerviert, ohne jedoch Nerven an die Hoden oder Ovarien abzugeben, während der andere Ast für die Muskeln der äußeren Genitalien und der Vagina bestimmt ist und bald nach seinem Ursprung zu einer ganglilösen Verdickung anschwillt, hinter welcher er in zwei Äste zerfällt, deren einer zu den Muskeln der äußeren Genitalien, der andere zur Vagina und deren Umgebung verläuft (Faivre 1862).

Mit der Zerstörung des Gehirns ist zwar das Flugvermögen nicht aufgehoben, aber infolge der Vernichtung des Richtungssinnes derart gestört, daß die verletzten Tiere Spiralen oder Kreise beschreiben und die Flugrichtung nicht mehr bestimmen können. Steiner (1890) fand, daß nach Abtragung des Cerebralganglions auf einer Seite das

Tier nach der intakten Seite hin Kreisbewegungen ausführte. Nach Faivre wäre das obere Schlundganglion als eigentliches Gehirn das Zentrum der Willensäußerung und der bestimmt gerichteten Ortsbewegung, während das untere Schlundganglion als das Aktionszentrum die Willensimpulse gibt (Cerebellum. Binet) und einander koordiniert. Eine ganz klare Vorstellung von der Funktion dieser Zentren gewinnt man durch Faivres Darstellung nicht. Vielleicht würde man das obere Schlundganglion passend als Motivationszentrum, das untere als Aktionszentrum bezeichnen dürfen. Wenn man das Insekt (*Dytiscus*) des Gehirns beraubt hat, hört es auf, sich motiviert zu bewegen, aber es läuft und schwimmt noch, reagiert also noch auf Reize. Nach Entfernung des unteren Schlundganglions aber schwimmt und läuft der Käfer nicht mehr, obwohl er alle Beine zu bewegen vermag.

Ewing (1904) kommt zu der Auffassung, daß der hintere Teil des Gehirns eine hemmende Wirkung auf den vorderen Teil ausübt. Der vordere Gehirnabschnitt ist der Sitz der spontanen progressiven Lokomotion. Das Gehirn ist das Zentrum der Schluckbewegung und der hemmenden Reflexbewegungen, nicht aber Zentrum der koordinierten Richtungsbewegung; es kontrolliert den Tonus der Muskeln. Das suboesophageale Ganglion ist nicht das Zentrum der Koordination der Bewegungen; es übt nur bis zu einem gewissen Grade einen Einfluß auf den Gleichgewichtssinn aus.

Nach Faivre wäre das Ganglion frontale das Zentrum der Schlingbewegung, welche nach dessen Zerstörung aufhört. — Bei dem Respirationsmechanismus des *Dytiscus* spielen drei nervöse Zentren eine Rolle: das metathorakale Ganglion ruft die Bewegungen hervor und unterhält sie; das untere Schlundganglion koordiniert sie mit den Bewegungen des Abdomens während des Schwimmens und Laufens; die abdominalen Ganglien leiten die in den beiden Zentren entstandenen Bewegungen weiter (Faivre 1860). — Ewing (1904) kommt durch die Untersuchung der Acridiiden zu anderen Resultaten: jedes thorakale und abdominale Ganglion ist Zentrum für die Atmungsbewegung.

Durch die Verletzung eines Ganglienknotens werden stets Störungen hervorgerufen, welche teils allgemeiner Art sind, teils nur die Innervationsgebiete des verletzten Zentrums betreffen.

Literaturverzeichnis.

Alten, H. v. Phylogenie des Hymenopterengehirns. Jena. Zeitschrift f. Naturw. 46. Bd. 1910.

Arndt. Untersuchungen über die Endigung der Nerven in den quergestreiften Muskelfasern. Arch. Mikr. Anat. Bd. 9. 1873.

Bandelot, E. Contributions à la physiologie du système nerveux des Insectes. Revue des Scienc. nat. T. 1. 1872.

Bauer, V. Zur inneren Metamorphose des Zentralnervensystems der Insekten. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 20. 1904.

Bellonci. Nuove ricerche sulla struttura del ganglio ottico della *Squilla mantis*. Accad. d. Sc. di Bologna. 1882.

— Intorno al ganglio ottico degli Arthropodi superiori. Intern. Monatsschrift Bd. 3, 1886.

Benedicenti, A. Recherches histologiques sur le système central et périphérique du *Bombyx mori*. Arch. ital. de Biologie. T. 24. 1895.

Berger. Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 1. 1878.

Biedermann. Über den Ursprung und die Endigungsweise der Nerven in den Ganglien wirbelloser Tiere. Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 25. 1891.

Binet, A. Contribution à l'étude du système nerveux sous-intestinal des Insectes. Journ. d'Anat. et Phys. Vol. 30. 1894.

Blanchard, Em. Recherches anatomiques et zoologiques sur le système nerveux des animaux sans vertèbres. Du système nerveux des Insectes. Ann. des Scienc. Nat. 3. Sér. Zool. T. 5. 1846.

— Du système nerveux chez les Invertebrés dans ses rapports avec la classification de ces animaux. Paris 1849.

— Du grand sympathique chez les animaux articulés. Ann. Sc. Nat. Zool. 4. Sér. Vol. 10. 1858.

Bordas, L. Le système nerveux sous-intestinal des Phyllies (*Phyllium crurifolium* Audinet Serville). Trav. Scient. Univ. Rennes T. 5. — Bull. Soc. Scient. Med. Ouest. Rennes. T. 15. 1906.

Böttger, O. Das Gehirn eines niederen Insekts (*Lepisma saccharina* L.). Jena. Zeitschr. f. Naturw. 46. Bd. N. F. 39. Bd. 1910.

Brandt, E. Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Dipterenlarven. Zool. Anz. Bd. 5. 1882.

— Vergleichend-anatom. Untersuchungen über das Nervensystem der Käfer. Horae Soc. Ent. Ross. Bd. 15. 1879.

— Recherches anatomiques et morphologiques sur le système nerveux des Insectes hyménoptères. C. R. Acad. Sc. Paris 1875.

— Über das Nervensystem der Apiden. Sitzungsber. Nat. Ges. Petersburg Bd. 7. 1876.

— Über das Nervensystem der Schmetterlingsraupen. Verh. d. Russ. Ent. Ges. Bd. 10. 1877.

— Über das Nervensystem der Wespen. Hor. Soc. Ent. Ross. Bd. 14. 1878.

— Über das Nervensystem der Fächerflügler (Strepsiptera). Hor. Soc. Ent. Ross. Bd. 14. 1878.

— Über das Nervensystem der Laufkäfer (Carabidae). Ebenda.

— Vergleichend-anatom. Skizze des Nervensystems der Insekten. Ebenda. Bd. 15. 1879.

— Vergleichend-anatom. Untersuchungen über das Nervensystem der Hemipteren. Ebenda. Bd. 14. 1878.

— Vergleichend-anatom. Untersuchungen über das Nervensystem der Hymenopteren. Ebenda. Bd. 15. 1879.

— Vergleichend-anatom. Untersuchungen über das Nervensystem der Lepidopteren. Ebenda.

— Vergleichend-anatom. Untersuchungen über das Nervensystem der Zweiflügler (Diptera). Ebenda.

Brandt, J. F. Bemerkungen über die Mund-, Magen- und Eingeweidenerven der Evertebraten. Mém. Acad. St. Pétersbourg. 6. Ser. T. 3. 2. Teil. — 1835

Burger, D. Über das sogen. Bauchgefäß der Lepidopteren nebst einigen Bemerkungen über das sogen. sympathische Nervensystem dieser Insektenordnung. Niederländ. Arch. f. Zool. Bd. 3. 1876.

Chatin, J. Recherches histologiques et morphologiques sur le grand sympathique des Insectes. Bull. Soc. Philomath. 1879.

— Sur les noyaux d'origine du stomatogastrique chez les Insectes. Ebenda. 7. Sér. T. 7. 1883.

Cattie, J. Th. Beiträge zur Kenntnis der Chorda supraspinalis der Lepidopteren und des zentralen, peripherischen und sympathischen Nervensystems der Raupen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 35. 1881.

Cuccati, G. Sulla struttura del ganglio supraesofageo di alcuni Orthotteri (*Acridium lineola, Locusta viridissima, Locusta sp., Gryllottalpa vulgaris*). Bologna 1887.

— Intorno alla struttura del cervello della *Somomyia erythrocephala*. Nota preventiva. Bologna 1887.

— Über die Organisation des Gehirns der *Somomyia erythrocephala*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46. 1888.

Dietl. Die Organisation des Arthropodengehirns. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 27. 1876.

— Die Gewebselemente des Zentralnervensystems bei wirbellosen Tieren. Ber. des Naturw. Med. Vereins Innsbruck. 1878.

Dujardin. Mémoire sur le système nerveux des Insectes. Ann. Sc. Nat. 3. Sér. T. 14. 1850.
Escherich, K. Zur Entwicklung des Nervensystems der Musciden mit besonderer Berücksichtigung des sog. Mittelstranges. Zeitschr. f. wiss. Zool. 71. Bd. 1902.
Ewing, H. Z. The functions of the Nervous System with Special Regard to Respiration in Acrididae. Kansas Univ. Sc. Bull. Vol. 2. 1904.
Faivre, E. Du cerveau des Dytisques considéré dans ses rapports avec la locomotion. Ann. Sc. Nat. Zool. 4. Sér. T. 8. 1857.
— Études sur les fonctions et les propriétés des nerfs craniens chez les Dytisques. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 45. 1857.
— De l'influence du système nerveux sur la respiration des Dytisques. Ann. Sc. Nat. Zool. 4. Sér. Vol. 13. 1860.
— Recherches sur les propriétés et les fonctions des nerfs et des muscles de la vie organique chez un Insecte, le *Dytiscus marginalis*. Ann. Sc. Nat. Zool. 4. Sér. T. 17. 1862.
— Rech. expér. sur la distinction de la sensibilité et de l'excitabilité dans les diverses parties du système nerveux d'un Insecte, le *Dytiscus marginalis*. Ebenda. 5. Sér. T. 1. 1864.
— Expériences sur le rôle du cerveau dans l'ingestion chez les Insectes et sur les fonctions du ganglion frontal. Mém. Soc. Biol. 3. Sér. T. 5. 1864.
Feyer, O. Die metembryonale Entwicklung des Nervensystems bei *Agelastica alni*. Manuskript 1910. — Diss. Berlin 1912.
Flögel. Über den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30. Suppl. 1877.
Floyd, R. A contribution to the Nervous Cytology of *Periplaneta orientalis* the Common Cockroach. Mark. Annivers. Vol. 1903.
Forel, A. Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten. München 1907.
Föttinger, A. Sur la terminaison des nerfs dans les muscles des Insectes. Arch. d. Biol. Vol. 1. 1880.
Haller, B. Über den allgemeinen Bauplan des Tracheatensyncerebrums. Arch. Mikr. Anat. Bd. 65. 1905.
— Über das Bauchmark. Jena. Zeitschr. f. Naturw. 46. Bd. 1910.
— Weitere Beiträge zur Lehre von der Kontinuität des Nervensystems. Arch. Mikr. Anat. 76. Bd. 1910.
Hammar, A. G. On the nervous system of the Larva of *Corydalis cornuta* L. Referat: Zool. Centralbl. 17. Bd. 1910.
Helmholtz, H. L. F. De fabrica systematis nervosi Evertebratorum. Dissert. inaug. Berolini 1842.
Henneguy, L. F., et A. Binet Structure du système nerveux larvaire du *Stratiomys strigosa*. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 114. — Ann. Soc. Entom. T. 61. 1892.
Heymons, R. Über bläschenförmige Organe bei den Gespenstheuschrecken. Ein Beitrag zur Kenntnis des Eingeweidenervensystems bei den Insekten. Sitzungsber. d. Acad. d. Wiss. Berlin 1899.
Hilton, Wm. A. The body sense hairs of Lepidopterous larvae. Amer. Natural. Vol. 36. 1902.
Hofer, B. Untersuchungen über den Bau der Speicheldrüsen und des dazugehörenden Nervenapparates von *Blatta*. Nova Acta. Kais. Leop. Carolin. Deutsch. Akad. d. Naturf. Bd 51 Nr. 6. 1887.
Holmgren, E. Zur Kenntnis des Hautnervensystems der Arthropoden. Anat. Anz. Bd. 12. 1896.
Holste, G. Das Nervensystem von *Dytiscus marginalis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 96. Bd. 1910.
Janet, Ch. Sur les nerfs céphaliques, les corpora allata et le tentorium de la Fourmi (*Myrmica rubra*). Mém. Soc. Zool. France. T. 12. 1899.
— Recherches sur l'anatomie de la Fourmi et Essai sur la constitution morphologique de la tête de l'Insecte. Paris 1900.
— Anatomie de la tête du *Lasius niger*. Limoges 1905.
Jonescu, C. N. Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. Jena. Zeitschr. für Naturw. Bd. 45. 1909.
Joseph, G. Vorläufige Mitteilung über Innervation und Entwicklung der Spinnorgane bei Insekten. Zool. Anz. 1880. 3. Bd.
Kenyon, F. C. The brain of the bee. Journ. Comp. Neurology. Vol. 6. 1896.
— The meaning and structure of the so-called „mush room bodies" of the hexapod brains. Amer. Natural. Vol. 30. 1896.

Kenyon, F. C. The optic lobes of the Bees brain in the light of recent neurological methods. Amer. Nat. Vol. 31. 1897.

Koestler, M. Über das Eingeweidenervensystem von *Periplaneta orientalis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 39. 1883.

Kunkel, J. Recherches morphologiques et zoolog. sur le syst. nerveux d. ins. dipt. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 89. 1879.

Kunckel d'Herculais, J. Recherches sur l'organisation et développement des Volucelles, Insectes diptères de la famille des Syrphides. 1. part. Paris 1875--78. 2. part. Atlas 1882.

— et Gazagnaire, J. Rapport du cylindre-axe et des cellules nerveuses périphériques avec les organes des sens chez les Insectes. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 92. 1881.

Kupfer, K. v. Beiträge zur Anatomie und Physiologie. Leipzig 1875. — Arch. Mikr. Anat. Bd. 9. 1873.

Liénard, V. Constitution de l'anneau œsophagien. Arch. d. Biol. Vol. 1. 1880.

Michels, H. Nervensystem von *Oryctes nasicornis* im Larven-, Puppen- und Käferzustande. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 34. 1880.

Monti, Rina. Ricerche microscopiche sul sistema nervoso degli Insetti. Rend. Ist. Lomb. Milano. Vol. 25. 1892. — Boll. Sc. Pavia. Anno 15. 1893.

Müller, J. Über ein eigentümliches dem Nervus sympathicus analoges Nervensystem der Eingeweide bei den Insekten. Nova Acta Acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Curios. 1828.

Nansen, F. The structure and combination of the histological elements of the central nervous system. Bergens Museum tarsberetning for 1886. Bergen 1887.

Newton, E. T. On the Brain of the Cockroach, *Blatta orientalis*. Quart. Journ. of Microscop. Science. New. ser. Vol. 19. 1879.

— On a new method of constructing, etc. Journ. Quekett. Microscopical Aub. 1879.

Packard. On the brain of the Locust. Extracted from the second Report of the Entom Comm. 1880.

Pawlowa, Mary. Zum Bau des Eingeweide-Nervenstems der Insekten. Zool. Anz. Bd. 18. 1895.

Pierantoni, U. Contribuzione allo studio del sistema nervoso stomatogastrico degli Ortotteri saltatori. Auszug von R. v. Adelung. Zool. Centralbl. 9. Jahrg. 1902.

— Nuovo contributo alla conoscenza del sistema nervoso stomatogastrico degli Ortotteri. Auszug von R. v. Adelung. Zool. Centralbl. 9. Jahrg. 1902.

Police, G. Sulla discussa natura di alcune parti del sistema nervoso viscerale degli Insetti. Ricerche ed osservazioni critiche. Arch. Z. Napoli Vol 4. 1909.

Rabl-Rückhardt. Studien über Insektengehirne. Arch. f. Anat. und Phys. 1875.

Remak. Über den Inhalt der Nervenprimitivröhren. Arch. Anat. Phys. 1843.

Riley, V. The nervous system and salivary glands of *Phyloxera*. Psyche Vol. 2. 1879.

Rossi. Sul modo di terminare dei nervi nei muscoli del organo sonoro della *Cicada plebeja*. Mem. Accad. Sc. Bologna 1880. Ser. 4. Vol. 1.

Schultze, H. Die fibrilläre Struktur der Nervenelemente bei Wirbellosen. Arch. Mikr. Anat. Bd. 16. 1879.

Steiner, J. Die Funktion des Zentralnervensystems der wirbellosen Tiere. Sitzungsber. d. Kgl. Preuß. Acad. d. Wiss. Berlin 1890. 1.

Studer, Th. Über Nervenendigung bei Insekten. Mitteilung d. Naturf. Ges. Bern 1873.

Uexküll, J. v. Der Gesamtreflex der Libellen. Centralbl. f. Physiol. Bd. 21. 1907.

Walter, G. Mikroskopische Studien über das Zentralnervensystem der wirbellosen Tiere. Berlin 1863.

Verhoeff, K. W. Über die Nerven des Metacephalsegments und die Insektenordnung Oothecaria. Zool. Anz. 26. Bd. 1903.

Viallanes, H. Notes sur les terminaisons nerveuses sensitives des Insectes. Bull. Soc. Philomath. Paris. Sér. 7. T. 6. 1882.

— Le ganglion optique de la Libellule (*Aeschna maculatissima*). Ann. Sc. Nat. Zool. 6. Sér. T. 18. 1884.

— Le ganglion optique de quelques larves de Diptères (*Musca, Eristalis, Stratiomys*) Ebenda. 6. Sér. T. 19. Art. 4. 1885.

Viallanes, H. Sur la structure interne du ganglion optique de quelques larves de Diptères. Bull. Soc. Phil. Paris. 7. Sér. Bd. 9. 1885.
— Sur la structure de la substance ponctuée des Insectes. Paris 1886.
— La structure du cerveau des Hyménoptères. Bull. Soc. Philomath. Paris. 7. Sér. T. 10. 1886.
— La structure du cerveau des Orthoptères. Ebenda. 7. Sér. T. 11. 1886.
— Etudes histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. Cinqu. Mém.
1. Le cerveau du criquet (*Oedipoda coerulescens* et *Colopterus italicus*).
2. Comparaison du cerveau des Crustacés et des Insectes.
3. Le cerveau et la morphologie du squelette céphalique. Ann. d. Sc. Nat. Zool. 7. Sér. T. 4. 1887.
— Le cerveau de la Guêpe (*Vespa crabro* et *vulgaris*). Ebenda. 7. Sér. T. 2. 1887.
— Sur la morphologie comparée du cerveau des Insectes et des Crustacés. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 104. 1887.
Will, F. Vorläufige Mitteilung über die Struktur der Ganglien und den Ursprung der Nerven der wirbellosen Tiere. Müllers Arch. f. Anat. Physiol. 1844.
Yersin, A. Recherches sur les fonctions du système nerveux dans les animaux articulés. Bull. Soc. Vaudoise Sc. Nat. Vol. 5. 1856/57.
— Sur la neurophysiologie du Grillon. C. R. d. l. 145. Sess. d. Soc. suisse de Sc. nat. Lausanne 1861.
— Mémoire sur la physiologie du système nerveux dans le Grillon champêtre. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 54. 1862.

Drittes Kapitel.

Sinnesorgane.

Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin.

Inhaltsübersicht.

Damit das Insekt zu einer Sinneswahrnehmung fähig werde, muß das Chitin der Cuticula, welches das Tier gegen die Außenwelt abschließt und Reizen nur in sehr beschränktem Grade zugänglich ist, eine Modifikation erfahren, wenn das reizaufnehmende Organ an der Hautoberfläche liegt. Dies gilt natürlich nicht für solche Sinnesorgane, welchen die Perzeption von außen kommender Reize nicht zufällt, wie etwa die statischen Organe, und primär auch nicht für die Chordotonalorgane. — Über lichtempfindlichen Sinneszellen muß die Cuticula durchsichtig werden und nimmt schließlich bei weiterer Differenzierung im Dienste des Sehens die Gestalt einer Linse an. Für die Aufnahme von Schallwellenreizen wird das Chitin über den Perzeptorien sehr elastisch und beweglich; chemische Reize und feinere Tastreize erfordern eine Durchbrechung der dicken Cuticularschicht, welcher ein für seine Zwecke mehr oder minder modifiziertes Cuticulargebilde mit viel dünnerer Chitinwand (Haare und deren verschiedene Differenzierungen) aufsitzt. Die einfachen Sinneshaare (Tasthaare) charakterisieren sich bei ihrer häufigen Ähnlichkeit mit gewöhnlichen Cuticularanhängen als solche nur durch die Zugehörigkeit zu einer Sinneszelle, nehmen jedoch auch oft spezielle, sie kennzeichnende Formen an (Kegel-, Keulen-, Kolben-, Zapfen-, Zylinder-, Schlauch-, Griffel-, Feder- usw. Form). Die epidermalen Sinneszellen sind von mannigfacher Form, Größe und gegenseitiger Lagerung; wir verweisen hier der Kürze wegen auf die Spezialdarstellung der einzelnen Sinnesorgane.

Wir finden bei den Insekten eine größere Anzahl von Hautsinnesorganen, aus deren Bauart allein einen Schluß auf ihre Funktion zu ziehen auf die größten Schwierigkeiten stößt. Es handelt sich um Tast-, Riech- und Schmeckorgane, die wir deshalb hier nicht gesondert darstellen wollen, um Wiederholungen tunlichst zu vermeiden. Wir fassen sie unter dem Namen „Hautsinnesorgane" zusammen.

Hinsichtlich der topographischen Verteilung der Sinnesorgane sei hier kurz bemerkt, daß die Hautsinnesorgane an den Antennen in großer Anzahl, an den Mundextremitäten und in der Mundhöhle, an den Abdominalgriffeln, auf den Flügeln und am Rumpf sowie an den Extremi-

täten des Thorax vorkommen. Die Sehorgane gehören dem Kopf an. Tympanale Organe liegen an der Basis des Abdomens, in den Tibien der Vorderbeine, im Bereiche des zweiten Spiraculums, chordotonale im Rumpf und in den Extremitäten. Auch statische Organe kommen bei den Insekten vor. Gewisse Sinnesorgane sind ihrer spezifischen Natur nach noch nicht sicher erkannt.

Die Sinneszellen sind epidermaler Herkunft und stehen durch einen basalen nervösen Fortsatz mit dem Nervensystem in direkter Verbindung. Die oberflächlichen perzeptorischen Differenzierungen übertragen den Reiz auf die Neurofibrillen der Sinneszellen; diese stehen einzeln oder zu Gruppen vereinigt; ihre Form, Größe und feinere Struktur sowie der Bau ihrer Perzeptorien sind mannigfach verschieden.

1. **Hautsinnesorgane** (Tast-, Geruchs- und Geschmackssinn).

Unter den Hautsinnesorganen (nach obiger Fassung) nehmen bei vielen Insekten unzweifelhaft die Geruchsorgane den ersten Platz im Leben des Tieres ein. Der starke Antennennerv ist Sinnesnerv (N. olfactorius) und tritt mit seinen Endästen an die Riechzellen heran. Diese sind umgewandelte Epidermzellen, welche als perzeptorischen Fortsatz ihrer Oberfläche ein Stäbchen tragen. Als Stütz- und Hilfsapparate treten Differenzierungen der Cuticula in Gestalt von Gruben, Kegeln usw. auf. Die Anzahl der Geruchsapparate steht in naher Beziehung zur Lebensweise ihrer Träger. So haben z. B. alle diejenigen Dipteren, welche von Fleisch oder Kot leben, verhältnismäßig viele Geruchsgruben, und es kommen zusammengesetzte Gruben mit mehr als 100 Riechstäbchen vor (*Sarcophaga carnaria* L., *Calliphora vomitoria* L., *Scatophaga stercoraria* Macq.). Dagegen besitzen die phytophagen Tetanoceren, Trypetinen, Sapromyzinen u. a. nur 2—5 Gruben an einer Antenne. *Eristalis, Syritta, Rhingia,* deren Larven im Kot leben, haben verhältnismäßig viele Geruchsgruben, während die übrigen Syrphiden, deren Larven in Mulm, Pflanzenmark, Schwämmen, in Hummelnestern oder von Blattläusen leben, meist nur 1—3 Gruben an jedem Fühler besitzen. Die blutsaugenden Dipteren (Tabaniden) verfügen über 200—300 einfache Fühlergruben, die ebenfalls in großer Anzahl bei den Raubfliegen entwickelt sind; das Gleiche gilt für die Oestriden sowie die Bombyliden, Tachiniden und Conopiden, deren Larven parasitär leben. — Bei den Hymenopteren steigt die Anzahl der stets nur einfachen Geruchsgruben ins Unglaubliche (Hauser). Die höchste Ziffer findet man bei Apiden und Vespiden (*Apis mellifica* L. 14000—15000 Gruben und über 200 Kegel an jedem Fühler). Besonders ausgezeichnet unter den Hymenopteren sind die Ichneumoniden dadurch, daß bei ihnen die Spaltöffnungen eine enorme Länge erreichen; hierdurch wird den Riechstoffen der Zutritt zu den Perzeptorien erheblich erleichtert; zudem ist die Länge der sehr beweglichen Antennen bei diesen Tieren eine recht beträchtliche. Der Zusammenhang des wohlentwickelten Geruchsvermögens mit der an dieses sehr hohe Anforderungen stellenden Lebensweise ist unverkennbar. Zu den Ichneumoniden stehen wieder die phytophagen Tenthrediniden im Gegensatz, welchen die Fühlergruben fehlen. *Lyda* hat nur 600 Kegel, *Sirex gigas* L. 2000 an jeder Antenne. (Diese Zahlen geben nur annähernd die wirkliche Anzahl der Geruchsapparate wieder.) — Auffallend gering ist

die Anzahl der Geruchsgruben bei den Odonaten. *Libellula depressa* L. hat deren nur 10—12 an jedem Fühler. Auch hier ist der Einfluß der Lebensweise augenfällig, da die Libellen sich bei der Jagd ihrer hoch entwickelten Augen bedienen. — Daß hier überall, wie Hauser will, das Zuchtwahlprinzip die Erklärung gebe, darf mit guten Gründen bezweifelt werden.

Im allgemeinen haben, wo die Antennen in beiden Geschlechtern verschieden gestaltet sind, die männlichen Tiere dieses Extremitätenpaar zu höherer Ausbildung gebracht, weil sie unter Zuhilfenahme des Geruchssinnes oder durch ihn allein das andere Geschlecht auffinden. Doch hat das Männchen von *Ichneumon luctatorius* Grav. viel weniger Kegel als sein Weibchen; die Unterbringung der Eier in dem geeigneten Wirt stellt jedenfalls höhere Anforderungen an das Geruchsvermögen als das Auffinden des Weibchens.

Die Sinnesorgane der Taster haben verschiedene Funktion; v. Rath schreibt den Kegeln eine Riechleistung auf geringe Entfernung zu. Wo ein mit Kegeln besetztes Sinnesfeld vorhanden ist, liegt es der aufzunehmenden Nahrung zugewendet. Die Sinneshaare sind Tastorgane. Die Sinnesorgane der Maxille und Unterlippe (Labium), sowie des Epi- und Hypopharynx (Mundhöhle) perzipieren jedenfalls Geschmacksreize gelöster und flüssiger Stoffe und können mit Wahrscheinlichkeit als Geschmacksorgane aufgefaßt werden (v. Rath, Kraepelin, Will u. a.), ohne daß damit, wie v. Rath mit Recht hervorhebt, eine scharfe Abgrenzung von Geschmacks- und Geruchswahrnehmung behauptet werden soll.

Nagel unterscheidet äußere und innere Geschmacksorgane (außer- und innerhalb der Mundhöhle gelegene). Bei dauernd im Wasser lebenden Tieren fällt das Riechvermögen weg (sofern man als Riechorgane nur solche gelten läßt, auf welche gasförmige Stoffe wirken), und an seine Stelle tritt in vielen Fällen die Tätigkeit eines äußeren Schmeckorgans, dessen Funktion fast dieselbe ist wie die des Riechorgans, nur mit dem Unterschiede, daß für dieses flüssige, nicht gasförmige Stoffe den adäquaten Sinnesreiz liefern. Dies äußere Schmeckorgan ist bei den Insekten nur wenig entwickelt und stets streng lokalisiert; man findet es hauptsächlich (jedoch nicht ausschließlich) bei Wasserinsekten, bei welchen ja nicht nur die Mundteile mit Flüssigkeit in Berührung treten, sondern namentlich auch die Antennen. Sie werden in ihrem Vorhandensein vornehmlich durch die Art der Nahrungsaufnahme bestimmt. — Innere Schmeckorgane scheinen allgemein, wenn auch in verschiedener Ausbildung, verbreitet zu sein. Bei kauenden Insekten kommen nur sie vor, während bei saugenden und leckenden Sinnesorgane existieren, welche eine chemische Prüfung der Nahrung schon vor deren Aufnahme in den Mund gestatten; dies trifft auch für kauende Wasserinsekten zu. Das äußere Schmeckvermögen der Wasserkäfer vertritt das Riechen aus nächster Nähe, das Riechtasten (oder den topochemischen Sinn, Forel) der Landinsekten, jedoch nicht das Wittern aus der Ferne (Nagel). Da die leckenden Hymenopteren (Wespen, Ameisen usw.) zugleich ja auch kauende Mandibeln besitzen, haben sie außer den Sinnesorganen, welche den saugenden Insekten zukommen (äußere und innere Schmeckorgane), auch die den kauenden Insekten eigenen Apparate (Taster, zum Riechtasten fähige Antennen, Nagel).

Das verbreitetste und wichtigste Geschmacksorgan ist das am Dach der Mundhöhle von Gazagnaire (1886) bei den Coleopteren entdeckte „Gaumenorgan". Wolff (1875) fand es bei Hymenopteren; v. Rath beschreibt Geschmacksorgane am Hypopharynx von Orthopteren. Künckel und Gazagnaire (1881), Meinert (1882), Kraepelin (1883) und Packard (1889) fanden Sinnesorgane am Pharynx und Labrum der Dipteren, ohne sie freilich durchweg für Geschmacksorgane zu erklären. Kirbach (1883) wies bei den Lepidopteren im Schlundkopf Papillenfelder nach, die er als Schmeckorgane auffaßt. Solche fand Nagel (1894) bei Neuropteren und Rhynchoten wohl entwickelt. — Außer dem Gaumenorgan kommen hauptsächlich an der Basis des Labiums oder der Glossa innere Geschmacksorgane vor. (Vgl. den spez. Teil.)

Ein spezifischer Geschmacksnerv existiert bei den Insekten nicht, daher auch das Schmeckorgan nicht an eine bestimmte Stelle gebunden ist, sondern nach Bedarf aus den Hautsinnesorganen der Mundteile ein mehr oder minder differenziertes Geschmacksorgan hervorgehen kann. Daß es indessen bevorzugte Stellen zur Ausbildung dieser Organe gibt, versteht sich einmal aus dem Umstande, daß die Umgebung des Mundes für sie natürlich prädisponiert erscheint, andererseits aus der Stammesverwandtschaft der Insekten untereinander.

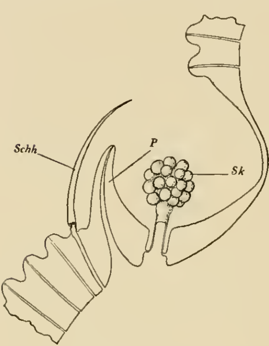


Fig. 79.
Sagittalschnitt durch das Antennalorgan III von *Onychiurus tuberculatus* (Mon.); nur die chitinösen Elemente gezeichnet. Vergr. ca. 1200 : 1. (Börner 1902.)
Schh Schutzhaare. *P* Papillen. *Sk* Sinneskegel.

Spezielles über die Hautsinnesorgane.

Apterygogenea: An den Antennen von *Machilis polypoda* Latr. fand v. Rath (1888) einige wenige, etwas gebogene Sinneskegel, sowie lange, in großer Anzahl über die Fühler zerstreute Sinneshaare, deren jedem eine Gruppe von Epidermzellen angehört. Gruben wurden nicht nachgewiesen. — Am Palpus maxillaris stehen an der Spitze des Endgliedes und an der äußeren Längsseite der drei letzten Glieder große blasse Kegel vereinzelt zwischen den übrigen Haaren. Der Labialtaster zeigt an der Spitze eine Anzahl relativ großer Kegel mit zugehörigen Sinneszellengruppen, deren jede nach außen einen Terminalstrang von faseriger Struktur entsendet, welcher in den Kegel eintritt. An der Vorderfläche des Lobus externus maxillae und am Vorderrande der acht Lappen des Labiums stehen in großer Anzahl kleine, blasse, einer Papille aufsitzende Haare, welche durch die zugehörigen Sinneszellen als Sinneshaare gekennzeichnet sind (v. Rath 1888).

Bei den Collembolen fand zuerst Börner (1901), ferner Absolon (1901) Riechzäpfchen. Einen sehr abweichenden Bau zeigen die „inneren Kolben" des sogenannten Antennalorgans III. von *Onychiurus*, welche ein gestieltes traubenförmiges Körperchen darstellen (Fig. 79), das in einer Grube steht. Weitere Details über die antennalen

Sinnesorgane gibt Börner (1902), auf dessen Abhandlung hier verwiesen sei. —

Orthoptera und Forficuliden. An den Antennen von *Mantis*, *Acridium*, *Tettix*, *Locusta* finden sich kurze blasse Dornen und gewöhnliche Gruben (Leydig, Hicks, Hauser, Kraepelin). Kegel und einfache Gruben fand v. Rath bei Acridiiden, Locustiden und Grylliden (Fig. 80). Bei *Blatta* und *Periplaneta* fehlen die Chitingruben, und nur die Sinneskegel sind vorhanden (Kraepelin, v. Rath). An den Antennen von *Forficula* sind zahlreiche kurze blasse (Riech-[?]) Haare und viel längere, derbere Fühlhaare entwickelt. Außerdem

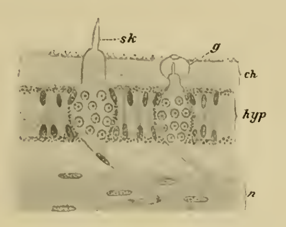


Fig. 80.
Stück eines Längsschnittes der Antenne von *Gomphocerus rufus* L. Vergr. 400 : 1. (vom Rath 1888.)
sk Sinneskegel. *g* einfache Chitingrube mit einem Sinneskegel. *ch* Chitin. *hyp* Epiderm. *n* Nerv.

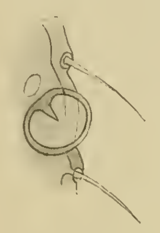


Fig. 82.
Grubenkegel des Fühlers von *Forficula auricularia* L. im optischen Schnitt; seitliche Öffnung der Grube nicht sichtbar. Vergr. 850. (Nagel 1894.)

stehen am distalen Ende jedes Fühlergliedes 1—3 scheinbar geschlossene Kapseln (Fig. 82), welche einen kleinen Kegel enthalten. Die Grube besitzt einen ziemlich weiten seitlichen Zugang.

Auf der Spitze der Labial- und Maxillartaster von *Forficula* fand v. Rath einen zylinderförmigen Aufsatz, dessen oberes Ende winzig kleine Kegel trägt. Die zugehörigen Sinneszellen liegen in einer Gruppe dicht unter dem Aufsatz. Außerdem trägt der Labialtaster eine Reihe kleiner Sinneskegel (Fig. 81). Auch die Labial- und Maxillartaster der springenden Orthopteren tragen Sinnesorgane (v. Rath), welche Dohrn und v. Rath auch an den Caudalanhängen der Grylliden, Packard an denen von *Periplaneta* fanden. Graber wies deren Empfindlichkeit gegen Riechstoffe bei *Periplaneta* nach.

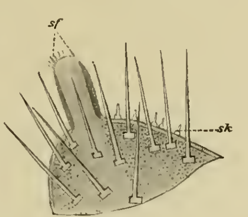


Fig. 81.
Spitze des Labialpalpus von *Forficula*. Vergröß. 250 : 1. (vom Rath 1888.)
sf Sinnesfeld. *sk* Sinneskegel.

Das innere Geschmacksorgan ist bei den Orthopteren wohlentwickelt. Bei *Locusta viridissima* L. stehen zahlreiche, gut ausgebildete Kegel in mehreren Gruppen. Bei *Oedipoda coerulescens* L. ist die Oberlippe förmlich übersät mit Grubenkegeln; ähnlich verhält sich *Gryllotalpa*. *Forficula* und *Periplaneta* scheinen nur Fühlborsten zu besitzen, der Kegel aber zu entbehren (Nagel) [vgl. übrigens das rinnenförmige Körperchen des Tympanums unter Gehörorgane der Acridiiden!].

Ephemerida. Den Ephemeriden (*Eph. vulgata* L.) glaubt Nagel den Geruchssinn gänzlich absprechen zu müssen. Da die Imagines keine Nahrung aufnehmen und ihr Hauptsinn das Auge ist (siehe dieses!), bedürfen sie der Riechfähigkeit nicht. Die kahlen, kurzen Antennen tragen kein Sinnesorgan.

Odonata. Bei den Odonaten finden sich an den Antennen Grubenkegel in geringer Anzahl. Die Geschmackskegel des Gaumenorgans sind hier gut ausgebildet und groß; besonders leicht sind die inneren Schmeckorgane an der Zunge nachzuweisen. — Auch bei den Larven ist das Gesicht der leitende Sinn. Die Antennen tragen weder Gruben noch Kegel. Geschmacksempfindung wies Nagel nach (Gaumenorgan), die Kegel sind indessen unscheinbar und von verschiedener Größe; äußere Geschmacksorgane fehlen ganz.

Rhynchota. Die Antennen der Hemipteren tragen nach Hauser (1880) nur zwei Arten von Tastborsten, während Lespès am 4. und letzten Fühlergliede Gruben fand. Bei *Pyrrhocoris apterus* L. fand v. Rath Sinneskegel von verschiedener Größe an den Antennen, und an der Schnabelspitze sahen er und Kraepelin eine Gruppe kleiner Kegel. Nagel (1894) fand bei Wasserwanzen (*Notonecta, Naucoris, Nepa, Ranatra*) keine Riechorgane, wohl aber Sinnesorgane an der Schnabelspitze, welche denen von *Pyrrhocoris* homolog sind und auch bei Baumwanzen vorkommen (Grubenkegel). Am Mundhöhlendach der Hemipteren wies derselbe Autor innere Geschmacksorgane in Gestalt zahlreicher Grubenkegel nach (*Naucoris*); sie stehen, ähnlich wie bei *Dytiscus*, jederseits auf einer eckigen Platte, die etwas in die Mundhöhle hinein vorragt. — Die antennalen Sinnesorgane von *Aphis* beschreibt Flögel (1904—05), auf dessen Mitteilung hier verwiesen sei.

Neuroptera und Panorpata. Sinnesgruben fehlen nach Hauser (1880) und v. Rath (1888) bei *Sialis, Chrysopa, Hemerobius* und *Panorpa*, und es sind nur lange Tasthaare und kleine blasse durchscheinende Zäpfchen an der Antenne nachweisbar. Kleine Kegel finden sich an den Tastern (*Sialis, Hemerobius, Panorpa*).

Trichoptera. Den Trichopteren (*Phryganea*) fehlen Gruben, doch sind außer den gewöhnlichen Haaren gerade und gebogene, lange, blasse Sinneshaare vorhanden. Auch die Taster tragen Sinneshaare (v. Rath).

Lepidoptera. Jedes Glied des Fühlerkolbens von *Vanessa io* L. trägt etwa 50 Gruben, welche keine Membran besitzen und den Fühlergruben der Dipteren ähnlich sind. Einfache Gruben herrschen vor. Sie haben annähernd die Gestalt eines umgekehrten Trichters; aus der Mitte ihres Bodens ragt das fast zylindrische, abgerundet endende Riechzäpfchen frei in die Höhle hinein, welches nur einer großkernigen Sinneszelle angehört, an die eine Nervenfaser herantritt (Hauser 1880). Diese Gruben wurden dann auch (Ruland 1888) bei Geometriden und Mikrolepidopteren und allgemein für die Lepidopteren durch v. Rath nachgewiesen, den Nagel bestätigt. Schenk rechnet hierher auch die Grubenhaare von *Psyche* und die Kegel von *Ino*, welche im Prinzip ebenso gebaut seien, wie die echten „Sensilla coeloconica". Die Gruben sind derart in das Chitin eingeschlossen, daß der in ihnen gelegene Kegel nach der Antennen- oder Fiederspitze weist. Der von einer äußerst dünnen Chitinmembran gebildete Kegel (rezeptor. Forts.) sitzt einem kugligen Chitinbläschen (Kraepelin's „Klöppel") auf und erscheint bald mehr haarförmig zugespitzt (*Psyche*), bald am Ende

abgerundet. Seine Spitze ist geschlossen (Nagel, Schenk), was für alle antennalen Sinnesorgane der Insekten zutrifft. Die Sensilla coeloconica können zum Schutz gegen mechanische Schädigung von einem Kranz solider, nach der Grubenöffnung konvergierender Borsten umgeben sein (*Fidonia, Orgyia*). — Von dem die Fiederchen durchziehenden Hauptnerven zweigt sich ein zarter Strang ab, der zu einem allem Anscheine nach zweizelligen Sinnesapparate führt, der übrigens auch (*Ino pruni* Schiff.) mehrzellig werden kann; dieser Nervenstrang ist bisweilen so kurz, daß die Sinneszellen dem Hauptnerven anzuliegen scheinen (*Fidonia*, Fig. 83). Bei *Ino pruni* Schiff. enthält der abgezweigte Stamm Nervenelemente für mehrere Sinnesorgane. — Die Kerne der Sinneszellen sind groß und chromatinreich; ihr Terminalstrang (Komplex der oberflächlich austretenden Neurofibrillen) tritt in den Sinneskegel und läßt sich bis zu dessen Mitte verfolgen (Schenk).

Die „Sensilla styloconica" fand zuerst Leydig bei *Acherontia* und *Catocala*; Ruland und Nagel konstatierten ihr Vorkommen bei „allen" Lepidopteren ♂ und ♀ (exklus. Rhopalocera). Demgegenüber behauptet Schenk, daß sie nicht so allgemein verbreitet seien und z. B. bei *Ino, Psyche* und *Euprepia aulica* L. fehlen.

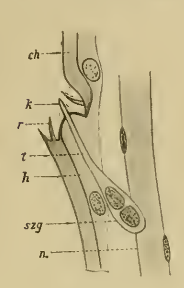


Fig. 83.
Längsschnitt durch ein Sensillum coeloconicum von *Fidonia piniaria* L.; vergr. 1140 : 1. (Schenk 1902.)

ch Chitin. *k* Grobenkegel (Sens. coeloconicum). *r* Borstenkranz. *t* Terminalstrang. *h* Epiderm. *szg* Sinneszellengruppe. *n* Nerv.

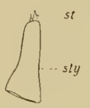


Fig. 84.
Zwei Sensilla styloconica nebst ihrem Träger von *Fidonia piniaria* L. Vergr. 440 : 1. (Schenk 1902.)

st Endzapfen (Sensillum styloconicum), *sty* dessen Träger.

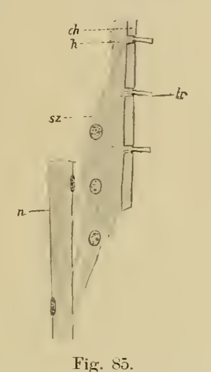


Fig. 85.
Längsschnitt durch mehrere Sensilla trichodea von *Fidonia piniaria* L., halbschematisch; vergr. (Schenk 1902.)

ch Chitin. *h* Epiderm. *sz* Sinneszelle. *n* Nerv. *tr* Sinneshaar (Sensillum trichodeum).

Diese Organe (Fig. 84) sind sehr kleine Kegelchen, welche auf längeren Zapfen sitzen, deren Oberfläche genau ebenso gestaltet ist, wie die der übrigen Antenne, und die nichts weiter sind als hohle Auswüchse der Antennenglieder, auf welchen erst die Kegelchen als die eigentlichen rezipierenden Organe sitzen (Nagel).

Man kann die antennalen Hautsinnesorgane der Lepidopteren in zwei Gruppen zerlegen: bei den einen ist das zur Verwendung gelangte Chitin dickwandig und geeignet, mechanische Reize aufzunehmen, die durch Druck oder Zug auf die Nervenenden übertragen werden; bei den anderen besteht das Chitingebilde aus einer dünnen Membran, welche für chemische Reize durchlässig ist. Die einfachen Haare sind die ursprünglichsten Sinnesorgane, aus deren Umbildung und Funktionsveränderung die spezialisierten Organe hervorgehen.

a) Dickwandige Sinnesorgane. Die Sensilla chaetica (borstenartige Sinnesorgane) sind spitz ausgezogene borstenartige hohle Bildungen mit relativ dicker Cuticula, welche mit der Haut der Antenne beweglich artikulieren; ihre Sinneszellen sind nicht genau bekannt (Schenk).

Die Sensilla trichoidea sind hohle, etwas gebogene, dunkel pigmentierte, beweglich eingelenkte Haare von der Gestalt nahezu gleich weiter Chitinröhren. Im männlichen Geschlechte sind sie bis 0,12 mm lang, bei den Weibchen kürzer. Die zugehörige Sinneszelle ist langgestreckt und enthält einen großen Kern; sie tritt aus dem platten Epiderm heraus und besitzt oberflächlich einen Terminalstrang (v. Rath), basal den Effektor (Fig. 85).

Die Sensilla basiconica sind ebenständige, dicke, aus starkem Chitin bestehende, an der Spitze abgerundete, beweglich eingelenkte Sinneskegel. Ihr nervöser Endapparat ist nicht bekannt (Schenk).

b) Dünnwandige Sinnesorgane. Die Sensilla coeloconica und styloconica haben wir bereits kennen gelernt.

Die Verteilung dieser Sinnesorgane auf der Antenne ist für ihre Funktion nicht ohne Bedeutung. (Näheres siehe Schenk 1903.) Die S. coeloconica liegen so, daß sie wahrscheinlich während des Fluges dem Luftstrom entgegengerichtet sind. Der Luftwechsel ist für die Unterscheidung der Gerüche ja zweifellos von großem Werte (Schenk).

Sexuelle Unterschiede. Diese sind bei den Lepidopteren hauptsächlich quantitativ; es handelt sich in der Regel nur um eine verschiedene Anzahl antennaler Sinnesapparate bei beiden Geschlechtern (Schenk 1903). Nieden (1907) kommt nach dem Studium des Geschlechtsdimorphismus der Antennen bei zahlreichen Arten zu folgenden, mit Schenk übereinstimmenden Schlüssen:

Die S. coeloconica (Grubenkegel) dienen dem Männchen dazu, den Duft des Weibchens wahrzunehmen und dieses zum Zwecke der Kopulation aufzuspüren; sie sind also Geruchsorgane (Hauser, Kraepelin, Ruland, v. Rath, Nagel, Schenk). Die S. trichoidea gestatten dem Männchen während seines schnellen Fluges eine Orientierung über den Luftwiderstand, seine Lage im Raum und über seine Annäherung an Hindernisse. Die wenig oder gar nicht fliegenden Weibchen bedürfen dieser Sinnesorgane nicht und besitzen sie darum nur in sehr schwacher Entwicklung. — In beiden Geschlechtern in gleicher Ausbildung und Anzahl sind die S. chaetica und styloconica vorhanden. Die S. chaetica dürften außer zur Vermittlung von Tastempfindungen (Schenk) bei der Bewegung des Tieres auf festen Körpern dazu dienen, die S. styloconica und trichoidea vor Verletzungen durch Aufstoßen zu schützen. Die S. styloconica sind zweifelhafter Funktion; vielleicht dienen sie zum Aufspüren der Nahrung (Schenk) und der Futterstoffe für die Raupen in unmittelbarer Nähe. Die Sensilla basiconica (*Fidonia* ♀) können nach Schenk nur mechanische Reize perzipieren.

Versuche haben gelehrt, daß die Tagfaltermännchen bei dem Suchen nach dem anderen Geschlechte vorzugsweise durch den Gesichtssinn geleitet werden, die Nachtfalter dagegen durch ihren oft sehr feinen Geruch. Damit, daß das Geruchsvermögen bei sehr vielen Nachtfaltern besser entwickelt ist als bei Tagfaltern, steht auch die oft mächtige Vergrößerung der Antennenoberfläche namentlich bei deren Männchen in Übereinstimmung. Daß die schwächere Ausbildung der Antennen vornehmlich bei den Spinnerweibchen recht auffallend in Erscheinung

tritt, erklärt sich daraus, daß diese großenteils des Geruches auch nicht mehr zum Auffinden der Nahrung bedürfen. Bei den Noctuiden aber steht der Geruchssinn nicht nur im Dienste der geschlechtlichen Funktion (♂), sondern führt auch das Tier (♂ und ♀) zur Nahrungsquelle, daher hier beide Geschlechter mit gleichen oder doch viel weniger verschiedenen Antennen ausgestattet sind.

Die Taster der Lepidopteren sind deshalb von besonderem Interesse, weil in ihrem letzten Gliede (wohl allgemein) eine große, meist flaschenförmige Grube existiert, deren unterer Teil eine große Anzahl von Sinneskegeln trägt (Fig. 86). Die Grubenöffnung pflegt an der Spitze des Palpus zu liegen und ist von dicht stehenden Schuppen umgeben (v. Rath 1888).

Als Geschmacksorgane finden sich nach Kirbach (1883) zwei rundliche Papillenfelder an der Unterfläche des Schlundkopfes und (vielleicht) zwei größere Papillen nahe am Hinterrande des Schlundkopfes.

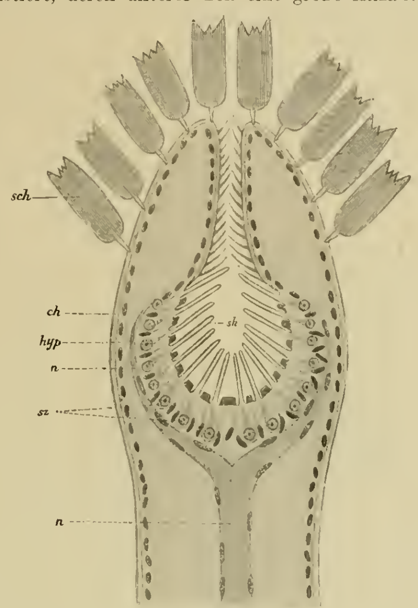
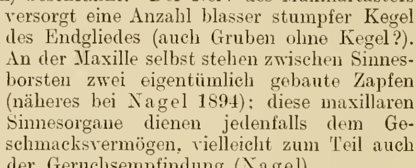


Fig. 86.
Längsschnitt durch die Spitze des Palpus labialis von *Pieris brassicae* L. Vergr. 690 : 1. (v. Rath 1888.)
sch Schuppe. *ch* Chitin. *hyp* Epiderm. *n* Nerv. *sz* Sinneszellen.

Die Rüssel der Rhopaloceren, Noctuiden, Geometriden und Bombyciden pr. p. tragen an ihrer Spitze mehr oder minder zahlreiche zapfenförmige Anhänge von sehr verschiedener Länge und Gestalt bei den verschiedenen Arten, rund oder kantig, am Ende mit deutlichem kegelförmigen Spitzchen besetzt. Bei Sphingiden und Zygaeniden sind die Zäpfchen auf den ganzen Rüssel verteilt; bei den Bombyciden mit ihren oft rudimentären Rüsseln wechseln beide Arten der Verteilung, und an stark rückgebildeten Rüsseln sind die Zäpfchen wenig oder garnicht entwickelt. Der Bau der Zapfen bleibt bei nahe verwandten Arten trotz verschiedener Größe stets gleich; die Spezies von *Argynnis* besitzen z. B. alle glatte Zapfen, von *Pieris* kurze Zapfen mit seitlichen Leisten und relativ langem Kegel, von *Vanessa* einen Zackenkranz. Bei manchen Sphingiden (*Deilephila euphorbiae* L., *Macroglossa stellatarum* L.) sind die Zapfen in Gruben eingesenkt, aus welchen nur noch die Kegelspitze hervorragt. Auf Grund ihrer Innervierung vom Rüsselnerven erscheint die Natur dieser Apparate als Sinnesorgane erwiesen. Nagel (1894) hält sie für vollkommene Tastapparate, denen

aber Schmeck-(und Riech-?)Vermögen schwerlich fehlen dürfte. Daß sie zum Aufreißen der Blütenzellen und Nektarien dienen, glaubt er nicht. Breitenbach (1882) betrachtet sie ebenso wie die chitinösen Widerhaken, die er an manchen Rüsseln fand, als Organe zum Aufreißen der Nektarien; wie Nagel gezeigt hat, mit Unrecht.

Raupen. Nur das äußerste Ende der Antennen trägt Sinnesorgane, deren Bau bei den verschiedenen Arten sehr übereinstimmt (Fig. 87). Es handelt sich um Tastborsten, Gruben ohne Kegel, die bei Larven sehr verbreitet sind, und Kegel, die wohl als Riechorgane gedeutet werden dürfen. — Das Labium ist weder mit Riech-, noch mit Schmeckorganen ausgestattet, und der Tastsinn ist auf den Palpus labialis (abgesehen von den Antennen) beschränkt. Der Nerv des Maxillartasters

versorgt eine Anzahl blasser stumpfer Kegel des Endgliedes (auch Gruben ohne Kegel?). An der Maxille selbst stehen zwischen Sinnesborsten zwei eigentümlich gebaute Zapfen (näheres bei Nagel 1894); diese maxillaren Sinnesorgane dienen jedenfalls dem Geschmacksvermögen, vielleicht zum Teil auch der Geruchsempfindung (Nagel).

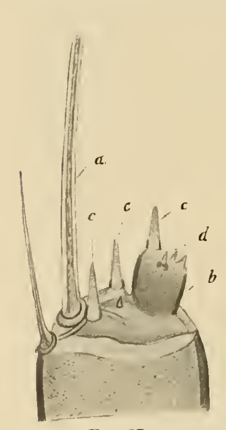


Fig. 87.
Fühlerspitze der Raupe von *Mamestra pisi* L. mit langer Borste (*a*) (abgebrochen gezeichnet), dem Aufsatze (*b*) und den großen (*c*) und kleinen (*d*) Geruchskegeln. Vergr. 160:1. (Nagel 1894.)

Coleoptera. Bei den Carabiden, Cerambyciden, Curculioniden, Chrysomeliden und Cantharideu fand Hauser nur Tastborsten (gegen Lespès); dagegen besitzen die Gattungen *Silpha*, *Necrophorus*, *Staphylinus*, *Philonthus* und *Tenebrio* Fühlergruben, *Philonthus aeneus* Rossi sogar auf jeder Seite des Endgliedes zusammengesetzte Gruben von derselben Art, wie sie bei den Dipteren verbreitet sind.

An den nach außen gerichteten Flächen des ersten und siebenten (♂) oder sechsten (♀) Antennenblattes und an den Rändern der übrigen Blätter von *Melolontha* und anderen Lamellicornia stehen zerstreute Borsten; die inneren Flächen der 1. und 7. Lamelle dagegen und die beiden Flächen des 2. und 6. Blattes sind mit dicht aneinander gereihten, ziemlich seichten Vertiefungen von unregelmäßiger Gestalt besetzt (kreisrund bis hexagonal), deren Boden in der Mitte eine von einer wallartigen Erhöhung ringförmig umgebene Öffnung trägt. Diese ist von einer äußerst zarten Membran in Gestalt eines nach der Grubenhöhle hin konvexen Bläschens überdeckt, welche dem Wall aufsitzt. Der Hohlraum der Blase setzt sich epidermwärts in einen Kanal fort, in welchen der lange Fortsatz der Sinneszelle hineinragt. Solcher Apparate sind bei dem Männchen etwa 39 000, bei dem Weibchen 35 000 an jeder Antenne entwickelt (Hauser).

Deutliche Fühlergruben finden sich bei *Dytiscus* (je 60—80 auf den sieben letzten Gliedern an den beiden oberen Dritteln ihrer Innenseite); außerdem stehen zerstreut auf den sieben letzten Gliedern (an deren Enddrittel) in becherförmigen Gruben kegelförmige Zapfen, welche oberhalb ihrer Mitte eine starke Einschnürung aufweisen. Sie sind den ähn-

lichen Bildungen der Bienen und Wespen morphologisch und physiologisch gleichzusetzen und kommen auch an den Maxillar- und Labialtastern dieses Käfers (sowie anderer Arten, z. B. *Carabus*) vor.

An den Tastern der Coleopteren fand vom Rath (1888) schon vor ihm von Leydig beschriebene Sinnesorgane in Gestalt eines mit wenigen großen Kegeln besetzten Sinnesfeldes an der Spitze des Endgliedes. Die Anzahl der Kegel ist bei *Carabus* außerordentlich groß. Am mittleren Teile des Labiums finden sich (*Tenebrio*), wie auch bei vielen anderen Insekten, „Geschmacksorgane" als kleine Kegel in beschränkter Anzahl. Auch Tasthaare sind an den Mundextremitäten nachgewiesen (vom Rath 1888).

Die Grubenkegel und Haare an Antennen, Tastern und Mund von *Dytiscus* (u. a. Käfern) faßt Nagel (1894) als Tastorgane auf. Als wichtigsten Tastapparat der Dytisciden betrachtet er die Zäpfchen der Tasterspitze; ob sie auch dem Geschmackssinn dienen, ließen die Versuche mit lebenden Tieren unentschieden; im Dienste dieses Sinnes stehen nach Nagel eher die hohlen Grubenkegel der Taster. Geschmacksorgane sind außerhalb des Mundes sicher vorhanden, wie die Versuche zeigten, liegen aber auch in Gestalt der Gaumenplatte innerhalb der Mundhöhle. Das innere Geschmacksorgan (Gaumenorgan) stellt Fig. 88 dar. Die Anzahl der Schmeckorgane beträgt auf jeder Gaumenhälfte etwa 95 (*Dytiscus marginalis* L.), 65 (*Acilius sulcatus* L.) oder 25 (*Colymbetes* und *Ilybius*). Sie wurden von Nagel bei zahlreichen Coleopteren aus verschiedenen Familien und auch bei einer Larve nachgewiesen.

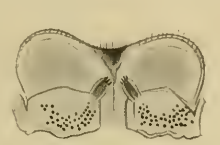


Fig. 88. Geschmacksorgane am Gaumen von *Acilius sulcatus* L. Vergr. 25 : 1. (Nagel 1894.) (Die Geschmacksgrubenkegel sind durch schwarze Punkte markiert und dadurch mehr hervorgehoben, als es in Wirklichkeit der Fall ist.)

Die kelchförmigen Organe an Fühlern und Tastern von *Dytiscus* können dem Riechvermögen für die Zeit des Aufenthaltes in der Luft, möglicherweise aber auch zur Regulierung des Schwimmens dienen; die letztere Auffassung hat nach Nagel's Beobachtungen und Versuchen mehr für sich.

„Die Hautsinnesorgane der *Dytiscus*-Larve stehen mit denjenigen des fertigen Käfers in gar keinem Zusammenhange, haben dagegen viel Ähnlichkeit mit den bei anderen Larven vorkommenden Formen" (Nagel 1894). Die Larve ist ärmer an Sinnesorganen als der Käfer; Tastkegel, Haare und Gruben ohne Kegel sind beiden gemeinsam. Die charakteristischen larvalen Sinnesorgane (an der Spitze von Antennen und Tastern) und die glatten Haare am Kopfrande fehlen der Imago. Ein äußeres Schmeckorgan an Fühlern und Tastern scheint in Gestalt der zarten Kegel bei der Larve sicher vorhanden zu sein (Nagel).

Strepsiptera. Bei *Stylops* ♂ fand vom Rath kleine einfache Gruben in großer Anzahl an den Antennen.

Diptera. Die Sinnesgruben der Fliegenantennen beschrieb zuerst Leydig (1860). Graber deutete sie irrtümlich als Gehörorgan (*Helomyza* u. a.), Mayer (1878-79) wies sie in verschiedener Anzahl und Ausbildung bei einer Reihe von Dipteren nach. Auch Hauser (1880) konstatierte an mehr als 60 Arten die außerordentlich verschiedene Anzahl dieser Organe, die er als Geruchsapparate auffaßt; sie gehören

bei den Brachyceren wohl ausschließlich dem dritten Antennengliede an. *Helophilus floreus* L. hat nur eine Grube auf jeder Antennenscheibe, *Echinomyia grossa* L. dagegen mehr als 200. In manchen Familien kommen nur zusammengesetzte Gruben vor, deren Lumen 10—100 Riechhaare enthält, während die Tabaniden, Asiliden, Bombyliden, Leptiden, Dolichopodiden, Stratiomyiden und Tipuliden einfache Geruchsgruben mit je nur einem Riechstäbchen besitzen. Die Gruben sind stets nach außen offene, sackförmige Einstülpungen der Antennenhaut von mannigfaltiger Gestalt. In ihrer Struktur weichen sie nur wenig voneinander ab.

Bei *Cyrtoneura stabulans* F. (Fig. 89) sind die Riechgruben im allgemeinen trichterförmig; sie beginnen mit kleiner runder Öffnung, welche ein Borstenkranz schützt. Der ziemlich stark gewölbte Grubenboden sowie ein Teil der übrigen Grubenwand ist mit kleinen zarten blassen borstenförmigen Cuticularerhebungen ausgekleidet, zwischen welchen auf dem Boden je nach der Größe der Grube 30—100 kleine dünnwandige bläschenförmige Erhabenheiten stehen, durch deren mittlere Öffnung die Riechstäbchen in die Grubenhöhle hineinragen, deren Form Fig. 90 zeigt. Sie stehen in direkter Verbindung mit den großen Sinneszellen und sind chitinös. Der große Antennennerv entsendet zu jeder Grube einen ziemlich starken Ast, der sich an seinem Ende der Anzahl der Riechzellen entsprechend auffasert (Hauser 1880).

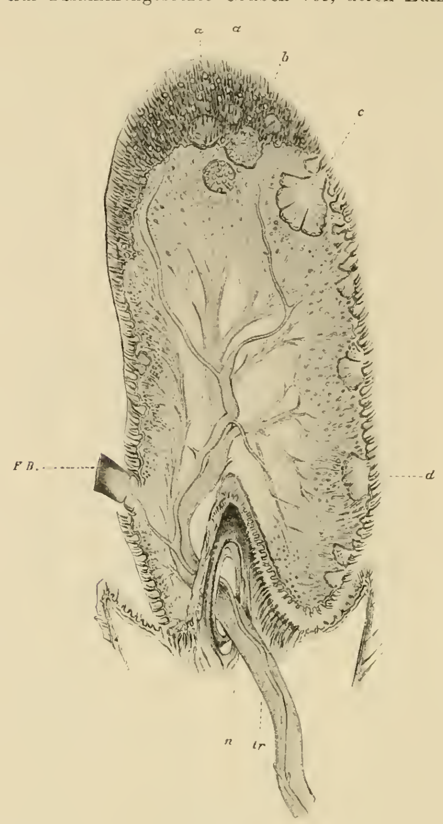


Fig. 89.
Vertikaler Längsschnitt durch das dritte Antennenglied von *Cyrtoneura stabulans* F., die Spitze nur angeschnitten. Vergr. 150 : 1. (Hauser 1880.)

n Antennennerv. *tr* Trachee. *a*, *a* durch die Fühlerdecke hindurchscheinende Geruchsgruben. *b* horizontal durchschnittene Geruchsgruben. *c*, *d* senkrecht durchschnittene Geruchsgruben.

Die zusammengesetzte Grube an dem Fühlerkolben von *Volucella bombylans* L. läßt in der Nachbarschaft der Eingangsöffnung zunächst Schutzhaare erkennen, welche das Eindringen von Fremdkörpern verhindern. In dem nun folgenden erweiterten Taschenabschnitt stehen einfache Gruben in radiärer Anordnung und größerer Anzahl; die Tasche geht dann durch einen verengten Abschnitt ihres Bodens, der wiederum mit Schutzborsten ausgestattet ist, in die innere größere Tasche über, deren Boden auf halbkugligen Erhebungen Sinneshaare trägt. Die Sinneszellen der zusammengesetzten Grube hält Röhler ebenso wie die

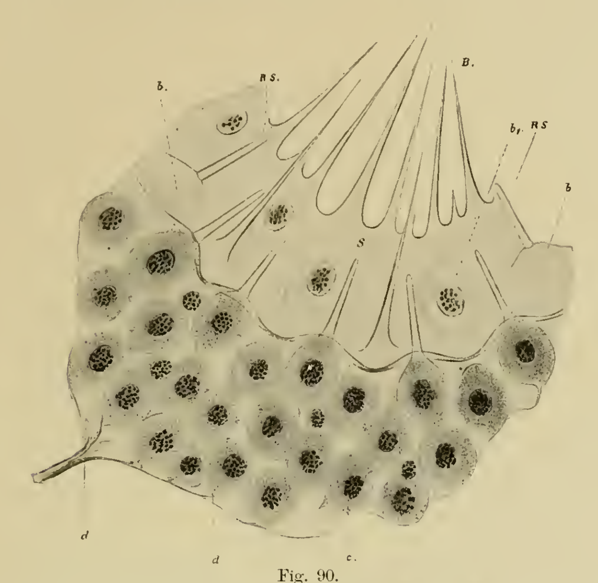


Fig. 90.
Kleiner Abschnitt des Grubenbodens von *Cynomyia mortuorum* L. Vergr. 1500 : 1. (Hauser 1880.)

B Chitinborsten, mit welchen die Geruchsgrube ausgekleidet ist. *b* bläschenförmige Erhebungen des Bodens, welche den Riechstäbchen zum Durchtritt dienen. b_1 dieselben von oben gesehen und angeschnitten. *c* Riechzellen. *RS* Riechstäbchen. *d* Nervenfasern. *s* Sinnesgrubenboden.

blassen Haare auf dem kolbigen Antennengliede für Geruchsorgane (Röhler 1906).

Bei den Pupiparen geht mit einer stärkeren Ausbildung der Tastfähigkeit die Rückbildung der Augen Hand in Hand, wie bei den kavernikolen Insekten. An der Basis jedes der zahlreichen Sinneshaare findet man eine ganglïöse Anschwellung, die aus mehreren Zellen besteht, an welche ein Nerv herantritt (Massonat 1909).

An dem Rüssel der Dipteren unterscheiden Künckel und Gazagnaire (*Volucella*) Tasthaare mit „mehrzelligem Ganglion", Drüsenborsten und Kegel (Geschmacksorgane). Vom Rath wies Sinneszellen an der Basis der Tasthaare nach. Die „Drüsenborsten" sind vermut-

lich ebenfalls Sinnesorgane, wenn auch die zugehörige Zelle einer Drüsenzelle ähnlich sieht. — Die an der Oberlippe und am Pharynx befindlichen blassen Haare mit je einer Sinneszelle wurden als Geschmacksorgane gedeutet (Meinert, Künckel, Gazagnaire); Kraepelin hält sie für Tastorgane.

Larven. Raschke (1887) beschreibt die Tasthaare der *Culex*-Larve als Chitinbildungen von äußerst wechselnder Gestalt, welche von den verschiedensten Teilen des Körpers weit in das umgebende Medium hineinragen. Die großen Tasthaare des Thorax und Abdomens schwellen an ihrer Basis kugelförmig an und sind geknickt; die innere Fläche des Kniewinkels ist viel zarter chitinisiert. An der Antenne finden sich „Riechkolben" (Zapfen).

Lauterborn (1905) beschreibt die schon von Meinert, Miall und Hammond gefundenen Sinnesorgane der Antenne von *Chironomus*-Larven, welche dem auf das Basalglied folgenden Antennengliede angehören, als birnenförmige kelchartige Bildungen, deren Wand durch zahlreiche gekrümmte Borsten versteift ist, die sich wie die Stäbe eines Käfigs über dem zentral gelegenen Sinneskegel zusammenschließen. In anderen Fällen sind die Sinneskegel kerzenförmig und tragen eine sehr feine Sinnesborste; die freien Enden der den Kegel umstellenden Borsten erscheinen schwänzchenartig zusammengedreht. Ferner kommen sehr kleine, am Ende eines langen, bogenförmig gekrümmten, farblosen Stieles sitzende Sinnesorgane vor von wesentlich demselben Bau, wie die erstbeschriebenen; der den kurz zuckerhutförmigen Sinneskegel umstehende Stäbchenkelch ist oval und am freien Ende etwas konkav ausgehöhlt. Hinsichtlich der Funktion dürfte nach Lauterborn die Annahme die meiste Wahrscheinlichkeit haben, daß die Organe, welche, soweit bekannt, röhrenbewohnenden Larven zuzukommen scheinen, dazu dienen, dem Tier Aufschluß zu geben über einen Wechsel in der chemischen oder physikalischen Beschaffenheit des Wassers außerhalb der Röhre, ohne daß die Larve sich mit ihrem Körper aus ihrem schützenden Gehäuse zu entfernen braucht.

Geschmacksorgane scheinen den Dipterenlarven (*Culex*, *Stratiomys*) ganz zu fehlen.

Hymenoptera. Bei den Hymenopteren (Fig. 91) sind Geruchskegel und Geruchsgruben vorhanden, erstere jedoch in beschränkterer Anzahl. Bei den Ichneumoniden sind Porenplatten und häufig hakenförmige Kegel nachgewiesen (Nagel 1894), *Formica* dagegen scheint mehr Kegel als Gruben zu besitzen, und die Tenthrediniden verfügen nur über Kegel (Hauser). Die Cynipiden, Braconiden, Evaneiden haben zahlreiche Porenplatten, die Kegel fehlen ganz (Nagel). Die sexuellen Unterschiede im Bau der Hymenopternantennen sind teils nur quantitativer, teils (Apiden) aber auch qualitativer Art. An verschiedenen Sinnesorganen trägt die Antenne:

1. Sensilla placoidea (Porenplatten Kraepelin's, Membrankanäle vom Rath's). Sie finden sich in beiden Geschlechtern bei Apiden und Vespiden, bei den letzteren und solitären Apiden im männlichen Geschlechte nur wenig zahlreicher. (Bei *Apis mellifica* L. ♂ ca. 31 000, ♀ nur ca. 4000, doch größer als bei dem ♂.) Es sind mehr oder minder dicke Platten, die durch eine dünne ringförmige Membran allseitig mit der Fühlerdecke fest verbunden sind. Bei den Vespiden sind sie in einen Chitinring eingespannt, der sich aus einer Grube erhebt, gleichen also im ganzen einem niedrigen im gleichen Niveau mit der Antennen-

oberfläche abschließenden, an der Spitze abgeplatteten Grubenkegel, dessen in die Längsrichtung der Antenne fallender Durchmesser sich um das Mehrfache verlängert hat. Die zugehörigen Sinneszellengruppen liegen dicht gedrängt; jede entsendet einen Terminalstrang zur Porenplatte (mit der er in Verbindung tritt) und ist im Porenkanal von Hypodermiszellen umgeben, deren eine, durch ihre Lage und Form ausgezeichnet, als membranbildende in Frage kommt (Hauser), indem sie eine die Spaltöffnung schließende Platte erzeugt (Fig. 92); Schenk.

Den S. placoidea wird von manchen Autoren Riechfunktion zugeschrieben (H. Müller, Kraepelin, vom Rath), andere halten sie für Gehörorgane (Ruland). Nagel schreibt ihnen die Perzeption chemischer und mechanischer Reize zu. Schenk sagt hierüber: „Ist

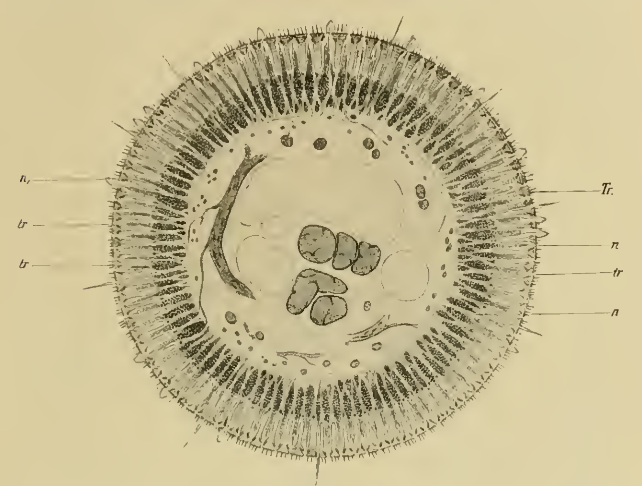


Fig. 91.
Querschnitt durch ein Glied der Fühlergeißel von *Vespa crabro* L. Vergr. 126 : 1. (Hauser 1880.)

n Zweige des Antennennerven. n_1 starker Ast des Antennennervs. *Tr* aufgetriebene Stelle einer Trachee. *tr* Tracheenzweige.

z. B. eine Biene oder eine Wespe in einem Zimmer eingeschlossen und fliegt sie, einen Ausgang suchend, an den verschlossenen Fenstern umher, so stößt sie nie mit ihrem Körper an die Scheiben, wie man es z. B. bei den Fliegen beobachten kann. Es ist nun sehr wohl denkbar, daß die S. placoidea die Tiere von der Anwesenheit der Fensterscheibe in Kenntnis setzen, indem die Luft, die das Tier verdrängen muß, an den Scheiben komprimiert wird und so auf die Porenplatten einwirkt. Daß eine solche Einrichtung für die in dunklen Höhlen lebenden Tiere von hoher Bedeutung ist, leuchtet ohne weiteres ein".

2. Sensilla trichoidea (varia) sind bei solitären Apiden und Vespiden außerordentlich zahlreich in beiden Geschlechtern, fehlen bei *Apis mellifica* L. ♂ fast ganz, sind aber bei den ♀♀ gut ausgebildet. Es handelt sich um hohle haarartige Sinnesorgane von verschiedener

Gestalt mit wechselnder Dicke ihres Chitins, die an ihrer Basis mit einem Terminalstrang in Verbindung stehen. Sie sind durchweg Tastorgane (Schenk).

3. Sensilla basiconica (Kegel, Kolben) fehlen den Apiden ♂♂, sie scheinen aber den ♀♀ immer zuzukommen, wenn sie auch bei manchen Arten wenig entwickelt sind. Sie stehen in der Regel an den distalen Enden der Glieder auf der Dorsalseite. Bei den Vespiden treten sie in beiden Geschlechtern auf, sind aber bei den Weibchen bedeutend zahlreicher. Sie werden mit großer Übereinstimmung der Autoren als Geruchsorgane aufgefaßt und gleichen in ihrem Bau ganz den S. coeloconica der Lepidopteren, nur mit dem Unterschiede, daß sie flächenständig sind. Eine Öffnung an der Spitze der Kegel existiert auch hier nicht (Forel, Nagel, Schenk).

4. Sens. coeloconica (Grubenkegel, Champagnerpfropforgane) sind in beiden Geschlechtern in gleicher Anzahl vorhanden, vielleicht bei den Männchen etwas zahlreicher. Von Hicks (1859) zuerst bei *Myrmica rufa* L. gefunden und von Forel bei Formiciden und Apiden als Champagnerpfropforgane bezeichnet, wurden sie von Kraepelin, Ruland, vom Rath, Nagel und Schenk nachgewiesen (Fig. 93). Aus dem Grubengrunde erhebt sich ein spitzer Kegel mit spitzenwärts dünner werdender Chitinwand. — Sie sind wahrscheinlich Geruchsorgane.

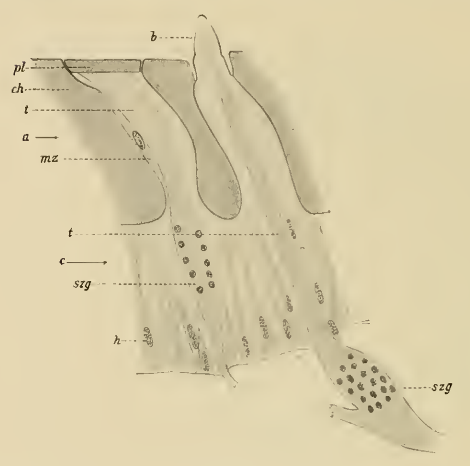


Fig. 92.
Ein Sensillum placoideum und ein Sensillum basiconicum der Arbeiterin von *Vespa crabro* L. im Längsschnitt. Vergr. 610 : 1. (Schenk 1902.)

b Kolben oder Kegel (Sens. basiconicum). *pl* Porenplatte (Sens. placoideum). *ch* Chitin. *t* Terminalstrang. *mz* Membranbildende Zelle. *szg* Sinneszellengruppe. *h* Epiderm.



Fig. 93.
Längsschnitt durch ein *Sensillum coeloconicum* von *Apis mellifica* L. Vergr. 750 : 1. (Schenk 1902.)

ch Chitin. *k* Sensillum coeloconicum. *h* Epiderm. *t* Terminalstrang.

5. Sens. ampullacea (Forel's Flaschen) verteilen sich auf die Geschlechter wie die S. coeloconica. Bei den Männchen sind sie zu Bündeln vereinigt. Sie sind kürzer als die Grubenkegel, und ihr Chitin erscheint gleichmäßig dick. Die Sinneszellen entsenden einen Terminalstrang und erweisen dadurch ihre sensible Natur (Schenk u. a. gegen Kraepelin, der sie für Drüsenzellen hält). Lubbock, Nagel und

Schenk halten es für möglich, daß es sich in ihnen um Hörorgane handle. Buttel-Reepen (1900) hat sehr wahrscheinlich gemacht, daß die Bienen Hörvermögen und Tonempfindung besitzen.

Die von Berthoumieu (1894) als „Tyloides" (τύλη und εἶδος) bezeichneten und von R. du Buysson bei den Ichneumoniden beobachteten Sinnesorgane finden sich auch bei *Trigonalys* ♂ auf fünf hintereinander gelegenen Gliedern der Antennen und nehmen dort etwa zwei Drittel des Außenrandes ein. Das Chitin über den Sinneszellen ist frei von Borsten und verdickt; es zeigt eine feine Streifung senkrecht zur Oberfläche (Fig. 94), welche durch feine Kanälchen hervorgerufen wird. Das übrige Chitin trägt Tastborsten. Diese Organe dienen wahrscheinlich der Geruchswahrnehmung (Bugnion 1910).

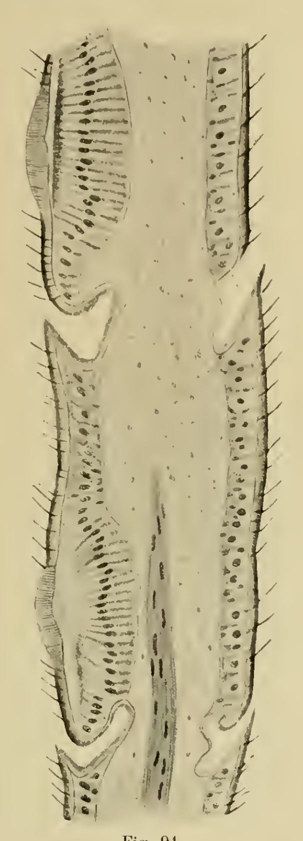


Fig. 94.
Längsschnitt durch die Antenne des Männchens von *Trigonalys Hahni* Spin. mit zwei „Tyloiden". Vergr. ca. 220 : 1. (Bugnion 1910.)

An den Tastern der Ichneumoniden, Wespen, Ameisen finden sich außer den gewöhnlichen Haaren blasse längere Sinneshaare mit je einer deutlichen Sinneszellengruppe (v. Rath). Der Mundhöhle angehörige, warzenförmige Sinnesorgane fand Wolf (1876) bei allen Hymenopteren und deutet sie als Geruchsorgane (? D.). Meinert (1882), Forel und Will (1885) beschreiben Sinnesorgane an der Spitze und Basis der Zunge und der Unterseite der Maxillen (Geschmacksorgane). An der Spitze (dem „Löffelchen") des Labiums von *Bombus* sah Kraepelin außer Tastborsten noch keulenförmig endende Borsten (Kegel), die er als Geschmacks- und Geruchsorgane anspricht (vgl. auch Demoll 1901).

Das Gaumenorgan der Hymenopteren trägt nach Lubbock bei den Chalcidiiden oft nur eine oder zwei Gruben, bei den Evaneiden 7, den Proctotrupiden 15, Tenthrediniden 12 bis 24, *Vespa vulgaris* L. 20, tropische Wespen pr. p. 40. Bei *Apis mellifica* L. besitzt die Drohne 50, die Königin gegen 100, die Arbeiterin etwa 110. Die Braconiden besitzen nur wenige Schmeckgruben (Nagel).

Die Laden der Maxillen der Tenthrediniden tragen an ihrem Innenrande mehrere Reihen kleiner Sinneskegel, welche sich auch oben und vorn an der Glossa und an den Paraglossen finden (Demoll 1901).

Am Endgliede des Labialtasters von *Sirex* befindet sich eine napfförmige Vertiefung mit enger Öffnung nach außen. In diesem Becher stehen radiär zum Mittelpunkte hinzeigende Sinnesborsten. Diese, etwa 40—50 an der Zahl, sind ungefähr 75 μ lange, sich obeliskartig allmählich verjüngende, von einem Längskanal durchzogene Chitinborsten, welche am Ende blind geschlossen sind. Der Kanal enthält einen Nerv, der von einem kappenförmig über dem ganzen Becher gelegenen Ganglion ausgeht, welches seine Neurofibrillen durch den glockenförmig erweiterten Basalteil des Kanales in die Riechborste entsendet. Von hinten tritt ein starker Nervenstamm an das Ganglion heran, nachdem er zuvor einen oder mehrere Seitenzweige an die Peripherie des Tastergliedes abgegeben hat. Von dem Ganglion selbst zieht eine obere Partie peripheriewärts zu den Tastborsten, die besonders an der Spitze zwischen den Pinselhaaren zerstreut stehen. An der lateralen Seite der Tasterspitze liegt ein kleines, etwas eingesenktes Feld, dem einige kleine (etwa 7 μ hohe) zuckerhutförmige Kegel aufsitzen. — Demoll sieht dies Sinnesorgan als Geruchsorgan (Stiborezeptor, vielleicht auch Hygrorezeptor?) an. Günstige Bedingungen für diese hypothetische Funktion liegen insofern vor, als die Rezeptoren während des Fluges einem beständigen Luftwechsel ausgesetzt sind, wie er für das Riechen von großer Bedeutung erscheint (Demoll 1909).

Am Ende der hinteren Segmenthälfte der Bienen fand Dreyling (1905) längere gegliederte Haare, deren jedes einer flaschenförmigen Chitinbildung aufsitzt. Die Flaschen der Königin sind kleiner und schlanker, als die der Arbeitsbiene, aber zahlreicher und mehr verzweigt; bei den Drohnen sind sie am größten und gleichen in der Form denen der Königin. Von einer gemeinsamen Basis entspringen mehrere größere und kleine Flaschen, welche an ihrem Ende je eine ringförmige Verdickung zeigen. Jede Flasche durchsetzt ein Kanal, den eine dünne elastische Membran nach außen schließt, die etwas in den Kanal eingesenkt erscheint; die Einsenkung nimmt die Haarbasis auf. — Dreyling hält sie für Tastorgane.

Sinnesorgane der Flügel.

Der Flügelnerv der Lepidopteren kommt aus dem Meso-Metathorakalganglion als Hauptstamm, welcher sich vor dem Eintritt sowohl in den Vorder- als auch in den Hinterflügel in drei Äste gabelt, die durch besondere ringartige Chitinverdickungen in die Flugorgane eindringen. Hier verzweigt sich der Nerv weiter und gibt Äste an die Flügeladern ab, von welchen auch Schuppen des Flügelfeldes versorgt werden (Näheres über ihren Verlauf siehe bei Vogel 1910)[1]. Jeder Nervenzweig endet in einer langgestreckten spindelförmigen Sinneszelle, die einen langen Terminalstrang zur Wurzel des Sinnesschuppenstieles entsendet. Distal findet sich eine (?) den Terminalstrang umgebende Hüllzelle. Die Form der Sinnesschuppen zeigt Fig. 95; sie sitzen fest in kleinen Alveolen (Freiling 1909).

Außer den innervierten Schuppen kommen noch zweierlei Sinnesorgane auf den Flügeln vor (Günther 1901), die wir als Sinneskuppeln (Günther) und Randsinneshärchen (Vogel) bezeichnen wollen. Die

[1]) Nach Abschluß des Manuskripts erschien eine weitere Abhandlung von Vogel (Zeitschr, f. wiss. Zool. Bd. 98, H. 1, 1911), die nicht mehr berücksichtigt werden konnte.

Sinneskuppeln hat Freiling (1909) beschrieben; es sind dünnwandige flache Kuppeln, die sich von einem Chitinwall erheben und an deren Mitte von innen her der Nervenendapparat in Form eines feinen, stark lichtbrechenden Spitzchens stößt (Günther). Die Sinneszellen sind deutlich bipolar, ihr Terminalstrang läßt einen Achsenfaden erkennen, der mit einem pfeilspitzenartigen Stiftchen an der Sinneskuppelmembran endet (Freiling). Als Hilfszellen sind zwei den Terminalstrang umgebende Begleitzellen vorhanden (Vogel). Die Verbreitung dieser Sinnesorgane auf den Flügeln gibt Fig. 96 wieder.

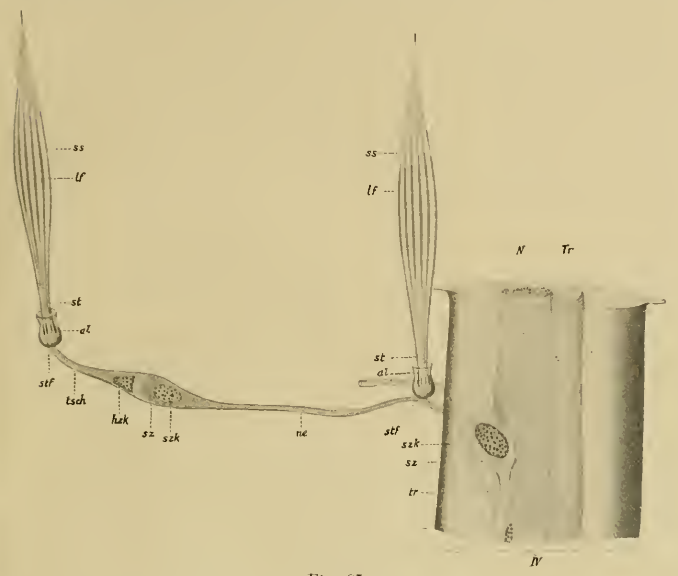


Fig. 95.
Teil der Flügelader IV mit Trachee und Nervenstamm; von letzterem geht ein Ast zur Innervierung zweier Sinnesschuppen in das Flügelfeld ab; von *Nothris verbascella* Hb. Vergr. ca. 750 : 1. (Freiling 1909.)

ss Sinnesschuppe. *lf* Längsfalte. *st* Schuppenstiel. *al* Alveole. *stf* Endstiftchen des Terminalschlauches. *tsch* Terminalschlauch. *hzk* Hüllzellkern. *sz* Sinneszelle. *szk* Sinneszellkern. *ne* Nervenendästchen. *tr* Nebentrachee. *Tr* Tracheenstamm. *N* Nerv.

Die Randadersinneshärchen sind oft mehr oder weniger gekrümmt und zeigen sehr oft an ihrer Spitze oder dicht unterhalb derselben scheinbar eine feine Öffnung, wahrscheinlich aber ein fast vollständiges Schwinden ihrer sehr starken Chitinwand; in dieser Partie dürfte der Nervenendapparat des in das Haar eindringenden Terminalstranges liegen. Die zugehörige basale Sinneszellengruppe enthält vier Kerne (ob eine Zelle mit vier Kernen ober vier Zellen vorliegen, ist nicht sicher; Vogel vermutet, daß beides vorkomme) und wird von (meist 3) großen Hüllzellen („Begleitzellen", v. Rath) umgeben, die vielleicht eine isolierende Substanz um den Terminalstrang absondern (Vogel).

Günther glaubt in den Sinnesschuppen Organe vor sich zu haben, welche den Tastorganen der Fledermausflughaut in ihrer Leistung zu vergleichen seien und das Tier über die Windrichtung orientieren (Lufttastorgane). Mit ihrer Hilfe vermögen die Nachtfalter im schnellen Fluge Hindernissen (Zweigen usw.) auszuweichen (Freiling). Die Randadersinneshärchen faßt Freiling als Tastorgane auf, welche direkt Berührungsreize fester Körper perzipieren. In den Sinneskuppeln möchte Günther (1901) Gehörorgane erblicken; indem er diese Deutung ablehnt, vergleicht sie Freiling mit einem Aneroidbarometer: „Ob nun der Schmetterling mit Hilfe seiner Sinneskuppeln imstande ist, sich lediglich über die barometrischen Verhältnisse der Luft oder mehr über das Maß der zu dem jedesmaligen Flügelschlage angewendeten Kraft zu orientieren, ist sehr schwer zu entscheiden."

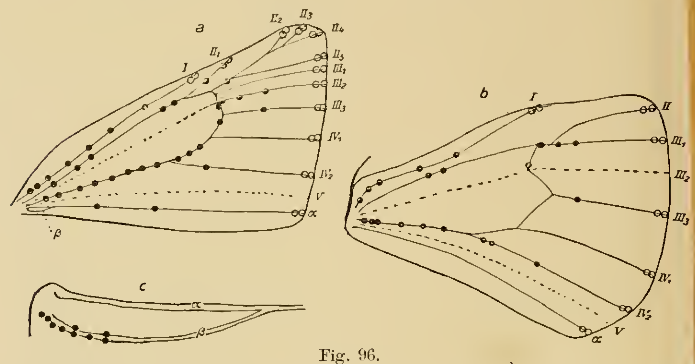


Fig. 96.

a Vorder-, *b* Hinterflügel von *Scoria lineata* Sc. (Geometride). •• Sinneskuppeln der Ober-, ∘∘ solche der Unterseite des Flügels. *c* Wurzelschlinge von *α* und *β* stärker vergrößert als in *a*. Die Sinneskuppeln sind übertrieben groß dargestellt. Vergr. ca. 3 : 1. (Vogel 1910.)

Freiling (1909) fand auch an anderen Körperstellen (gelegentlich der Untersuchung weiblicher Duftorgane) Sinnesapparate der Haut (s. Duftorgane). Noë (1905) beschreibt Hautsinnesorgane auch von den Flügeln der Dipteren.

2. Gehörorgane.

A. Tympanalorgane.

Die tympanalen Sinnesorgane, welche bei den springenden Orthopteren in beiden Geschlechtern auftreten, sind für viele Forscher Gegenstand des Studiums gewesen, unter welchen in erster Linie Graber zu nennen ist. Neuerdings erschien eine sorgfältige und eingehende Bearbeitung dieser komplizierten Apparate von Schwabe (1906), an welche sich die nachstehende Darstellung hauptsächlich hält. — Ferner wurden bei Hemipteren (*Corixa*) tympanale Organe nachgewiesen.

1. Acridiidae. Bei den Acridiiden liegen die Tympanalorgane jederseits am ersten Abdominalsegment. Sie bestehen äußerlich aus





